
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION





Reise in Ostafrika

in den Jahren 1903–1905

mit Mitteln der Hermann und Elise geb. Heckmann Wentzel-Stiftung ausgeführt

von

Professor Dr. **Alfred Voeltzkow.**

Wissenschaftliche Ergebnisse.

Band V.

Anatomie und Entwickelungsgeschichte.

Heft I.

Mit 6 Tafeln und 182 Textfiguren.

Inhalt: Hugo Fuchs: Über den Bau und die Entwicklung des Schädels der Chelone imbricata. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Wirbeltierschädels.
Erster Teil: Das Primordialskelett des Neurocraniums und des Kieferbogens.

STUTTGART 1915.

E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Nägele & Dr. Sproesser.



Reise in Ostafrika

in den Jahren 1903–1905

mit Mitteln der Hermann und Elise geb. Heckmann Wentzel-Stiftung ausgeführt

von

Professor Dr. **Alfred Voeltzkow.**

Wissenschaftliche Ergebnisse.

Band V.

Anatomie und Entwickelungsgeschichte.

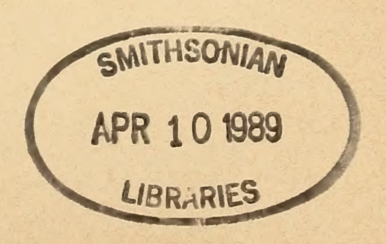
Heft I.

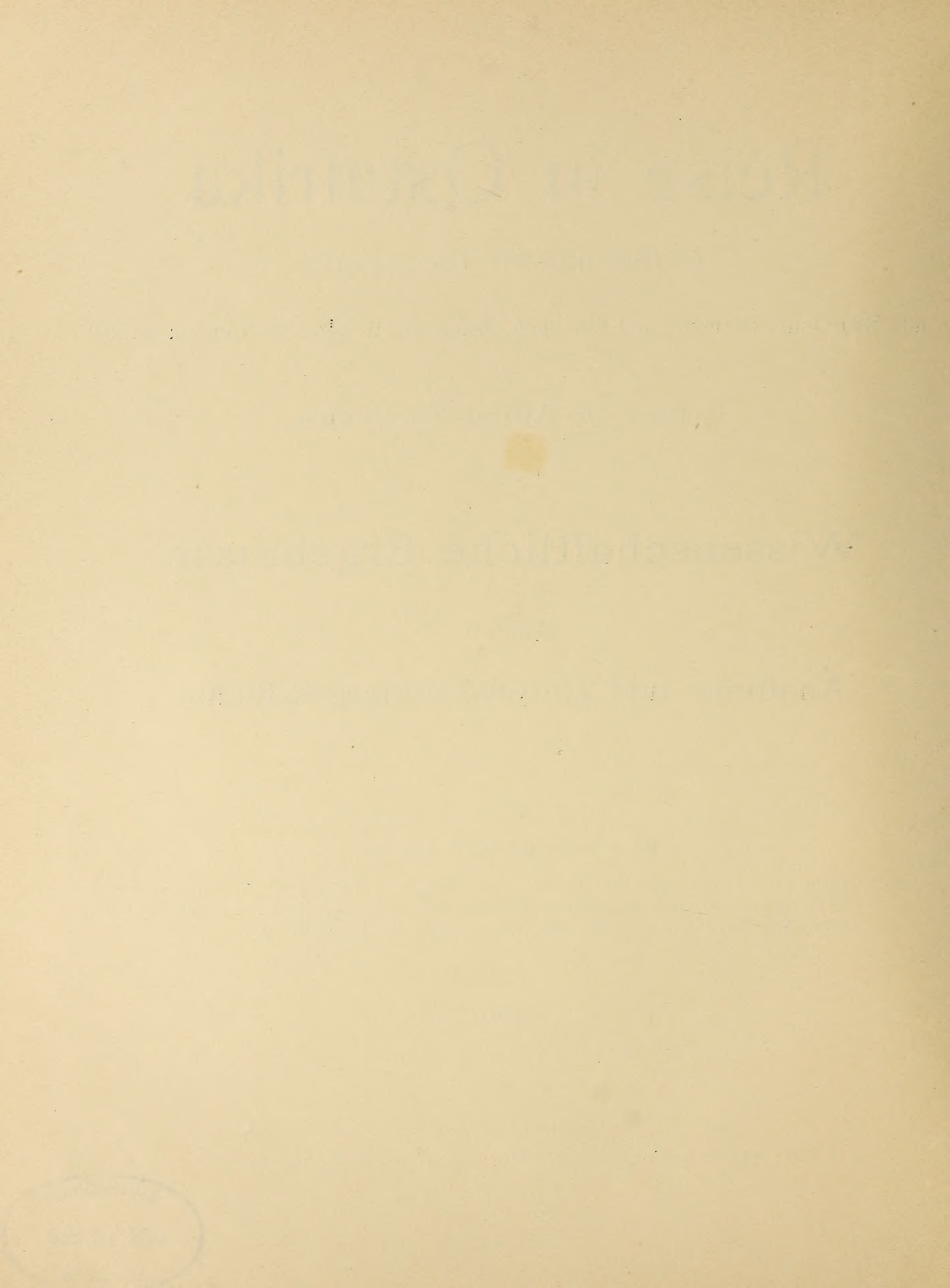
Mit 6 Tafeln und 182 Textfiguren.

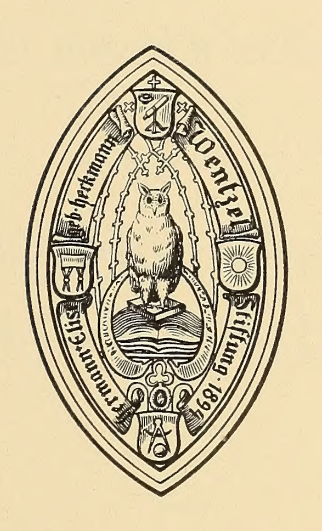
Inhalt: Hugo Fuchs: Über den Bau und die Entwicklung des Schädels der Chelone imbricata. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Wirbeltierschädels. **Erster Teil:** Das Primordialskelett des Neurocraniums und des Kieferbogens.

STUTTGART 1915.

E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Nägele & Dr. Sproesser.






Hermann Elisab. Herkmann Wentzel Stiftung · 1894



Über den Bau und die Entwicklung des Schädels der Chelone imbricata.

Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Wirbeltierschädels.

Erster Teil:

Das Primordialskelett des Neurocraniums und des Kieferbogens.

Von

Prof. Hugo Fuchs

Straßburg im Elsaß.

Mit Tafel 1—6 und 182 Textfiguren.



Über den Bau und die Entwicklung des Schädels der Chelone imbricata.

Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Wirbeltierschädels.

Erster Teil:

Das Primordialskelett des Neurocraniums und des Kieferbogens.

Von

Prof. **Hugo Fuchs**

Straßburg im Elsaß.

Mit Tafel 1—6 und 182 Textfiguren.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Aphoristische Bemerkungen über das gegenseitige Verhältnis des Kopf- und Schädelproblems . . . 3—26

Kurzer Überblick über die Literatur, welche von der Entwicklung des Kopfes und Kopfskelettes der Schildkröten handelt 26—28

Über den Gang und die Gliederung der Darstellung . . . 28—29

Das primordiale Neurocranium und Primordialskelett des Mandibularbogens auf der Höhe der knorpeligen Entwicklungsstufe und ihr weiteres Schicksal . . . 29—315

Bemerkungen über das mir zur Verfügung gestandene Untersuchungsmaterial . . . 29—30

a) Allgemeine Betrachtung des primordialen Neurocraniums und der Pterygopalatoquadratspange, nebst einigen vergleichend-anatomischen Bemerkungen. (Tropidobasie, Form des Schädels, Rostrum, Lage der Fenestrae narinae, Längenverhältnis zwischen chordalem und prächordalem Schädelabschnitte, Größenverhältnisse des Septum interorbitale, Entstehung der Tropidobasie des Amniotenschädels, Ursprünglichkeit des homalo-seu platybasischen Schädeltypus, Vollständigkeit des primordialen Neurocraniums und der Pterygopalatinspange, der primitive Charakter der zuletzt genannten Erscheinung, Bemerkungen über den Panzer der Schildkröten und seine Phylogenese, Vollständigkeit des Palatoquadratums, Lage des Kiefergelenks) . . . 30—44

b) Spezielle Beschreibung des Neurocraniums und der primordialen Skeletteile des Kieferbogens . . . 44—315

α) **Chondroneurocranium** . . . 44—235

1. Basalplatte und Chorda dorsalis . . . 44—63

Beschreibung derselben . . . 44—54

Einige vergleichend-anatomische Bemerkungen über Teile der Basalplatte . . . 54—63

1. Fenestra basicranialis postica . . . 54—55

2. Crista sellaris . . . 55—56

3. Canales Hypoglossi . . . 56—57

4. Condylus occipitalis . . . 57—63

Seite

2. Regio occipitalis . . . . . 63—66
3. Regio otica . . . . . 66—82
Beschreibung derselben (Basalplatte, Ohrkapsel, Foramina der Ohrkapsel usf.), nebst vergleichend-anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Bemerkungen.
4. Die Bicolumella auris . . . . . 83—89
Beschreibung derselben und entwicklungsgeschichtliche Bemerkungen.
5. Tectum cranii . . . . . 90—96
Beschreibung desselben, nebst einigen entwicklungsgeschichtlichen Bemerkungen . . . . . 90—94
Einige vergleichend-anatomische Bemerkungen . . . . . 94—96
6. Regio orbitalis . . . . . 96—156
Beschreibung derselben, nebst entwicklungsgeschichtlichen Bemerkungen.
a) Hinterer Teil der Orbitalregion . . . . . 96—113
(Trabeculae, Intertrabecula, Processus basipterygoideus, Carotidencommissur, Äste der Carotis interna, Lage der Hypophyse, die primordialen Seitenwände und ihre Fenestrae und Foramina, Ganglion Trigemini, sein Aufbau und seine Lage, der hintere Rand des Septum interorbitale, Planum supraseptale, Cavum epiptericum.)
b) Vorderer Teil der Orbitalregion . . . . . 113—115
(Septum interorbitale, Commissura (cartilago) sphenoethmoidalis, Foramen olfactorium.)
Das Primordialskelett der Augengegend als Ganzes 115
Der Scleraknorpel . . . . . 115—116
Einige vergleichend-anatomische Bemerkungen . . . . . 116—156
1. Zahl der Nervenlöcher 116
2. Processus clinoidei der *Chelone* und Dorsum sellae der Mammalia . . . . . 116—118
3. Taenia metoptica 118
4. Reduktion der primordialen Seitenwände . . . . . 118—121
5. Processus basipterygoideus (Basipterygoidgelenk, Monimostylie und Streptostylie, kinetische und akinetische Schädel, Schädelpterygoidmuskeln usf.) . . . . . 121—133
6. Cavum epiptericum . . . . . 133—144
(Begrenzung desselben, Ähnlichkeit zwischen Schildkröten und Mammalia, Lage des Foramen caroticum, Verlauf der Carotis interna, primäre und sekundäre Verhältnisse darin, Cavum cranii primarium et secundarium, Lagebeziehungen zwischen Carotis und Processus basipterygoideus, Verlauf der Carotis interna bei den Mammalia.)
7. Processus basipterygoideus und Processus alaris mammalium, Processus epipterygoideus Palatoquadrati und Ala temporalis Mammalium . . . . . 144—150
(Homologie zwischen Processus basipterygoideus und Processus alaris, Nicht-Homologie zwischen Processus basipterygoideus und Ala temporalis bezw. dem aufsteigenden Teile der Ala magna ossis sphenoidalis, Lageverhältnis des Ramus secundus N. trigemini zum Epipterygoid (Columella) der Reptilien und der Ala temporalis der Mammalia, Unterschiede in dem letzten Verhältnis zwischen Didelphys einerseits und den übrigen Mammalia ditremata anderseits, Übereinstimmung darin zwischen Didelphys und den Reptilien.)
8. Die Lage des vorderen Abschnittes des Cavum cranii zur Nasenhöhle und zum Septum interorbitale; die Bedeutung derselben für die phylogenetische Weiterentwicklung des Amniotenschädels in der Säugerreihe, insbesondere bei den Primaten . . . . . 150—156
(Phylogenese der Überlagerung des Gesichtsschädels durch den Hirnschädel beim Menschen; die Tropidobasie als Vorbedingung derselben; Verfolgung des Processes durch die ganze Quadrupedenreihe; Aufrichtung der Stirn beim Menschen; noch andere Vorbedingungen der Möglichkeit des in Rede stehenden Prozesses: 1. Verlagerung der Augen und Augenachsen; 2. Reduktion der Nasenhöhle und der Riechwülste; 3. Reduktion der Zähne und der Processus alveolares der Kiefer.)
7. Regio ethmoidalis . . . . . 156—226
Beschreibung der Form des epithelialen Nasenschlauches und der Nasenhöhle und Deutung der beschriebenen Teile (Pars olfactoria, Pars respiratoria, Jacobsonsches Organ, vergleichend-anatomische Bemerkungen über das letztere, Art und Weise des Ursprunges, Verlaufes und der Verzweigung des Olfactorius . . . . . 156—171
Über die Nasenmuschel (Concha) der *Chelone* und Schildkröten überhaupt, Vergleichung mit derjenigen der anderen Reptilien und dem Maxilloturbinale der Mammalia. Verlauf des Olfactorius . . . . . 171—175
Das Knorpelskelett der Ethmoidalregion der *Chelone imbricata*, nebst vergleichend-anatomischen Bemerkungen . . . . . 175—199
(Die mediale Wand = Septum nasi; Taenia paranarina; Rostrum; Tectum nasi; Paries lateralis; Muschel und Muschelleiste; Cartilago ectochoanalis; Solum nasi; Pars paraseptalis; Lamina transversalis (anterior et posterior); Fissura paraseptalis inferior und Foramen praepalatinum; Incisura choanalis, nebst vergleichend-anatomischen Bemerkungen über dieselbe; die Deckknochen am Boden der Nasenkapsel; der harte Gaumen der *Chelone* und der Schildkröten überhaupt in vergleichend-anatomischer

Seite

Hinsicht; Dermochelys und ihr Gaumen; primäre oder sekundäre Verhältnisse; die caudale Wand der Nasenkapsel; Planum antorbitale; Cartilago hyperchoanalis; Fissura orbitonasalis; die vordere Wand; die Taeniae paranarinae; die Fenestra narina; Processus maxillaris posterior.)

Anhang zur Regio ethmoidalis: Bemerkungen über die Entwicklung des Gaumens der Schildkröten und Säuger . . . . 199—226

1. Die Entwicklung des Gaumens der Schildkröten, nebst vergleichend-anatomischen Bemerkungen über primären und sekundären Gaumen, primitive Choanenspalte und sekundäre Choane usf. (hauptsächlich gegen Fleischmann und seinen Schüler Thäter) . . . . 199—216

2. Mammalia. Bemerkungen zu den Arbeiten Frets' und Inouyes. Die Gaumenfalten als wirkliche Anlage des sekundären Gaumens (contra Fleischmann und seinen Schüler Pohlmann). Die ursprüngliche Lage der Gaumenfalten neben der Zunge, die Aufrichtung derselben und Verlagerung über die Zunge, die Senkung des Unterkiefers, die führende Rolle der Zunge bei dem Umlagerungsprozesse. Die Bildung des primitiven Gaumens, das Verhalten der Ausmündung des Jacobson'schen Organes und der Verschluß des vorderen Teiles der primitiven Choane . . . . 216—226

Bemerkungen zu Fleischmanns antidescendenztheoretischem Standpunkte und dessen „philosophischer" Begründung durch den Autor . . . . 227—235

(Ablehnung dieses Standpunktes und seiner Begründung aus philosophischen Gründen. Die Descendenz als Tatsache auf Grund der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Medusen.)

β) **Das Primordialskelett des Kieferbogens** . . . . 235—315

1. Das Palatopterygoquadratum . . . . 235—285

Beschreibung desselben (Pars quadrata mit Pars articularis und Pars parotica; Verknöcherung. Pars parotica und Ohrkapsel. Die Deckknochen. Incisura et Canalis bicolumellaris. Processus pterygopalatinus mit Processus epipterygoideus s. ascendens. Verknöcherung. Das Epipterygoid (Columella), der Schildkröten im allgemeinen, der *Chelone midas* und *imbricata* im besonderen . . . . 235—245

Vergleichend-anatomische Bemerkungen . . . . 245—283

1. Die Zusammensetzung des Palatopterygoquadratums im allgemeinen 245

2. Incisura et Canalis bicolumellae auris. Form des Quadratbeines . . . . 246—247

3. Das Verhältnis des Quadratums der Schildkröten zur Ohrkapsel und den benachbarten Deckknochen. Die Art der Monimostylie des Schildkrötenschädels . . . . 247—249

4. Selbständig verknöchernde Epiphysen. Vorkommen derselben bei Mammalia und Quadrupeda nonmammalia, insbesondere den Reptilien. Bemerkungen über die Ursachen der selbständigen Verknöcherung der Epiphysen. Primitiver Zustand . . . . 249—252

5. Das Epipterygoid (die Columella) der Reptilien und die Ala temporalis der Säugetiere; nebst einigen Bemerkungen über die Homologie zwischen Mammalien- und Nonmammalienpterygoid, sowie über das Verhältnis zwischen Nervenverlauf und Skeletteilen . . . . 252—283

Anhang zum Abschnitte über das Palatopterygoquadratum. Selbständiges Knorpelstück vor dem vorderen Ende der Pterygopalatinspange (zwischen Pterygoid und Kronenfortsatz des Unterkiefers) beim reifen Fetus der *Chelone imbricata* . . . . 283—285

2. Mandibula primordialis s. Cartilago Meckelii (Meckel'scher Knorpel) . . . . 285—315

Beschreibung desselben. Spangenteil; Gelenkstück; Gelenksfläche; Symphyse; Verknöcherung; das Articulare bei kleinen und großen Exemplaren der *Chelone midas*. Beteiligung zweier Deckknochen, des Supraangulare und Goniale, vor allem aber des Supraangulare, an der Gelenksbildung. Anheftung der vom Trigeminus versorgten Kaumuskulatur . . . . 285—293

Vergleichend-anatomische Bemerkungen . . . . 293—315

1. Die knorpelige Verwachsung der beiden Meckel'schen Knorpeln in der Symphysengegend (Verhältnis zu Monimostylie und Streptostylie) . . . . 293—296

2. Die Frage der Homologie des Kiefergelenkes in der Gnathostomenreihe . . . . 296—315

Literaturverzeichnis . . . . 315—324

Erklärung der Figuren auf Tafel 1—6 325

Aphoristische Bemerkungen über das gegenseitige Verhältnis des Kopf- und Schädelproblems.

Die beispiellose, schon bei gröberer, äußerer Betrachtung sinnfällige, bei feinerer Analyse der zusammensetzenden Teile sich ins Außerordentliche steigernde Mannigfaltigkeit des Wirbeltierschädels ist seit langen Zeiten für Morphologen der verschiedensten Richtungen eine nie versiegende Quelle wissenschaftlicher Zuneigung und Arbeit gewesen. Daraus erklärt sich der große Umfang der über das Schädelproblem handelnden Literatur.

Wie alle großen Fragen der Morphologie, wie der Naturwissenschaft überhaupt, hat auch das Schädelproblem seine Geschichte, welche, gemessen an der Höhe der Aufgabe, als ein Stück Kulturgeschichte betrachtet werden kann und als solches zu behandeln wäre.

Geschichte bedeutet, wie so oft, auch in unserer Frage Entwicklung. Diese Entwicklung des Schädelproblems gibt ein getreues Abbild des jeweiligen Standes des zugrunde gelegten Tatsachenmateriales und der zur betreffenden Zeit möglichen Kenntnisse und Erkenntnis, und legt zugleich beredtes Zeugnis ab von der außerordentlichen Wandelbarkeit menschlichen Wissens, Könnens und Spekulierens.

Doch kann ich hier diese Geschichte nur beiläufig streifen; für eingehendere Belehrung verweise ich vor allem auf Gaupp's Referat: Die Metamerie des Schädels (1897/98, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 7, p. 793—885).

Ehe ich zu der eigentlichen, in der Überschrift angegebenen Aufgabe dieses Abschnittes übergehe, schicke ich einige Bemerkungen über das Alter des Schädels, verglichen mit demjenigen der Wirbelsäule und des Extremitätenskelettes, voraus.

Das dem Kopfe zugeteilte Skelett, Kopfskelett, Schädel oder Cranium genannt, zerfällt bekanntlich in zwei Teile: einen dorsalen und einen ventralen; jener umschließt das Hirn und die drei großen paarigen Sinnesorgane, Nase, Auge und Ohr, und wird Neurocranium (Gaupp), Hirnschädel oder Cranium cerebrale, genannt; dieser ist dem Vorderdarme angeschlossen und heißt Splanchnocranium (Gaupp), Cranium viscerale oder, kurz, Visceralskelett.

Daß dieses Kopfskelett, in seinen ältesten Bestandteilen, nächst der bei den niedrigsten Chordaten, Tunicaten und *Amphioxus*, im wesentlichen allein bestehenden, also zeitlich das erste Skelettstück darstellenden Chorda dorsalis, der älteste Teil des Skelettsystemes der Wirbeltiere überhaupt ist, insonderheit auch älter als die Wirbelsäule, darf man wohl als sicher annehmen, ist auch schon ausgesprochen worden, zuerst von Goette (1875, 1902), dann von van Wijhe (1889), und vor allem daraus zu erschließen, daß bei den niedrigsten Cranioten unter den Vertebraten oder besser Chordaten, den Cyclostomata, zunächst, bei den Myxinoiden, noch jegliche Andeutung einer Wirbelsäule fehlt, und dann erst, bei den Petromyzonten, die ersten Anfänge einer solchen, in Form kleiner, noch ganz rudimentärer Bögen, auftreten, welche dazu ontogenetisch erst sehr spät entstehen, viel später als das (bekanntlich ausschließlich knorpelig bleibende) Cranium, indem bereits beim Ammocoetes das Cranium besteht, die Wirbelbögen des fertigen Tieres aber noch fehlen. Diese Tatsachen erscheinen mir geeignet, die Beantwortung der Frage nach dem Verhältnis des Schädels zur Wirbelsäule mit zu beeinflussen; wie dies auch bei Goette und van Wijhe (a. a. O.) geschehen ist.

Auf den Schädel ist die Wirbelsäule (mit ihren Abkömmlingen) gefolgt, welche nun zur sekundären Vergrößerung des Schädels beitragen konnte; auf die Wirbelsäule erst das Skelett der paarigen Extremitäten, deren Erwerbung ja in noch spätere Zeit fiel als das Auftreten der ersten Wirbelspuren, indem noch den Cyclostomata paarige Extremitäten vollständig fehlen, und das ohne Andeutung einer Rückbildung etwa früher vorhanden gewesener Gliedmaßen.

In der Ontogenese der höheren Formen freilich kommt, abgesehen von dem wohl ausnahmslos am frühesten erfolgenden Auftreten der Chorda dorsalis, diese Reihenfolge der Skelettentstehung oft nicht mehr zum Ausdrucke: wir begegnen hier vielfach Heterochronien, welche wohl als Folge von Verschiebungen in der physiologischen Wertigkeit der einzelnen Skeletteile zu deuten sind. Jenes älteste Cranium nämlich ist der sogen. Knorpelschädel oder das Primordialcranium (Jacobson 1842); und dieses ist entschieden ein in der aufsteigenden Wirbeltierreihe, im allgemeinen, mehr und mehr rudimentär werdendes Organ; eine Auffassung, an welcher die, selbst noch bei höheren Formen, verschiedentlich wahrzunehmende progressive Entwicklung einzelner Teile nichts ändern kann. So dürfte es sich erklären, daß seine Anlage oder Ausbildung

in der Ontogenese bei höheren Formen oft später oder auch nur langsamer erfolgt als diejenige von Teilen der Wirbelsäule oder selbst des Extremitätenskelettes.

Der Knorpelschädel besteht ursprünglich für sich allein (Cyclostomata, Selachii), ohne eigene Verknöcherungen und ohne Zugesellung fremder Knochen. Dabei ist der neurale Teil, auf dieser Stufe, im fertigen Zustande stets ungegliedert, während die visceralen Teile eine metamere Anordnung aufweisen. Aber es sind, wie wir jetzt wissen, am neuralen Teile, in der Reihe der Cranioten, zwei Stufen zu unterscheiden: eine primäre, bei den Cyclostomen gegebene, von Fürbringer (1897) Palaeocranium genannt, dadurch gekennzeichnet, daß dem Neurocranium jeglicher Zuwachs von seiten der Wirbelsäule fehlt (Palaeoneurocranium, wie ich es nennen möchte); und eine sekundäre, bei den Selachiern (und allen anderen Cranioten) bestehende, dadurch ausgezeichnet, daß dem Palaeoneurocranium von seiten der Wirbelsäule, durch Angliederung von Wirbeln oder wenigstens Wirbelteilen, ein sekundärer Zuwachs geworden ist, Fürbringer's Neocranium (Neoneurocranium). Während also das Neoneurocranium aus metameren Teilen hervorgegangen ist, hat das Palaeoneurocranium niemals aus metameren Stücken bestanden. Das darf heute als gesicherter Besitz gelten.

Palaeoneurocranium und Neoneurocranium decken sich keineswegs mit chordalem und prächordalem Schädelabschnitte. Denn die Chorda durchzieht nicht nur das Neoneurocranium, sondern auch den caudalen Teil des Palaeoneurocraniums (bekanntlich bis zur Sattellehne hin).

Ich komme nun zu meiner eigentlichen Aufgabe und möchte hier kurz meine Stellung zu dem gegenseitigen Verhältnis des Kopf- und Schädelproblems darlegen, wobei ich die sehr ausgedehnte Literatur nur ganz im Auszuge benützen, dennoch aber historisch vorgehen werde.

Die Tatsache des Bestehens eines im neuralen Teile primär im wesentlichen ungegliederten Knorpelschädels bei allen Cranioten hat ihre großartigste Würdigung gefunden in Huxley's (1858/1863) bahnbrechenden Erörterungen, durch welche bekanntlich eine grundlegende Umwälzung in der Lehre vom Schädel erzielt ward: die bis dahin herrschende, wenn auch nicht ganz unwidersprochen gebliebene (vergl. C. Vogt, 1842[1]) Wirbeltheorie des Schädels war mit einem Male zur historischen Erscheinung geworden.

Bekanntlich haben Goethe (Morphologie II, 2) und Oken (1807), unabhängig voneinander, diese Theorie ausgedacht und gegründet auf die Verhältnisse des fertigen knöchernen Säugetierschädels: indem sie die einzelnen, paarigen und unpaarigen Knochenstücke zu Gruppen vereinigten, brachten sie mehrere Abschnitte heraus, welche sie einzeln den Wirbeln und ihren Teilen verglichen und als umgeänderte Wirbel betrachteten. Von da an begann der Streit darüber, wie groß die Zahl der im Schädel aufgegangenen Wirbel sei[2]. Huxley also hat dieser Forschungsrichtung ein Ende gemacht, indem er, von der Entwicklungsgeschichte ausgehend und sich dabei in allererster Linie auf Rathke's Untersuchungen (1839) stützend, hinwies auf das zeitlich Primäre des Knorpelschädels und die Einheitlichkeit desselben, auf das zeitlich Sekundäre der Schädelknochen und das Sekundäre der durch dieselben bedingten Gliederung des Schädels, sowie endlich auf die große Verschiedenheit der einzelnen knöchernen Teile des Schädels untereinander (Knorpel- oder Ersatzknochen und Belegknochen) und die Verschiedenheit derselben von den Wirbeln.

In der Tat ist es, auf Huxley fußend, heute ein leichtes, die Unhaltbarkeit dieser alten Wirbeltheorie des Schädels, selbst dem Fernerstehenden, darzulegen, allein schon durch den Hinweis auf das am Schädel, im Gegensatz zur Wirbelsäule, gegebene Bestehen zweier grundsätzlich verschiedener Knochenarten

---

[1] Vogt sagt (p. 100 seiner Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkröte): „Es ist deshalb meine feste Überzeugung die geworden, daß der Hinterhauptwirbel zwar noch ein Wirbel ist, dagegen alles vor demselben liegende durchaus dem Wirbeltypus nicht angehört, und alle Mühe, es in denselben hineinzuzwängen, vergeblich ist; daß demnach den, die Rückenwirbelsäule nach vorn schließenden Wirbel, als dieser angehörig betrachtet, ausgenommen, keine Schädelwirbel existieren.“ (Womit Vogt schon damals im wesentlichen das Richtige getroffen hatte.)

[2] Bezüglich der Literatur über diesen Gegenstand kann ich auf Bruch (1862/63), Huxley (1863, 1864), Gegenbaur (1872) und Gaupp (1897/98) verweisen.

nebeneinander, eben der Ersatz- und Deckknochen; zwei Knochenarten, welche (neben Dugès) Jacobson (1842, 1844) zum ersten Male mit Bestimmtheit unterschieden hat, und deren hohe, in ihrer gegenseitigen grundsätzlichen Verschiedenheit gegebene Bedeutung für die Morphologie und richtige morphologische Auffassung vor allem von Kölliker (1849, 1850, 1879) und O. Hertwig (1874) dargetan und begründet worden ist.

Gegenbaur hat Huxley's Erörterungen, ihre Tragweite und Wirkung voll anerkannt. Allein er war mit ihrem Ergebnisse doch nicht ganz zufrieden; denn nach seiner Meinung war damit die in der Wirbeltheorie des Schädels zum Ausdrucke gekommene Frage „doch nicht aus der Welt geschafft" (1887/88), und was an die Stelle der Wirbeltheorie gesetzt war, „genügte nicht, um die Frage als beantwortet anzusehen. Denn der Schädel war damit wieder etwas dem übrigen Skelette Fremdes geworden, und es blieb unverständlich, wie sich da ein Skelettkomplex bildete, an dem manches, wie die Kiemenbogen, auf eine unzweifelhafte Metamerie hinwies, während am eigentlichen Cranium nichts davon zu erkennen war."

Eines aber war durch Huxley's Kritik endgültig erreicht: sie hatte gezeigt, „daß der Weg, auf dem man bisher zu einem Einblicke in die Beziehung des Schädels zur Wirbelsäule zu gelangen suchte, nicht der richtige war". Gegenbaur suchte deshalb einen neuen Weg: derselbe ergab sich in der Erforschung des Craniums der Knorpelfische, der Selachier (1872). Da aber auch an diesem sich „nichts direkt, weder auf eine metamere Zusammensetzung, noch auf eine metamere Genese des eigentlichen Craniums Beziehbares" fand, zog Gegenbaur weiterhin die Visceralbögen und das Visceralskelett, vor allem aber die Kopfnerven, welche Teile er als metamere Bildungen erkannte, in den Kreis seiner Untersuchungen und Betrachtungen. Das Ergebnis dieser Durchforschungen ist bekannt: Gegenbaur unterschied am Neurocranium zwei Teile: einen vorderen, jüngeren, niemals gegliedert gewesenen, als prävertebralen oder facialen, und einen caudalen, älteren, aus der Concrescenz mindestens ebenso vieler wirbelähnlicher Abschnitte, wie Kiemenbögen im Maximum sich erhalten, entstandenen, als vertebralen Teil. Diesem letzten Teile, welcher von der Sattellehne bis zum Foramen occipitale magnum reicht, liegen genetisch die von der Chorda dorsalis durchzogenen Parachordalia zugrunde, und diese also wären danach phylogenetisch aus wirbelähnlichen Metameren, und zwar aus mindestens 9, entstanden.

So war also die alte Wirbeltheorie gefallen, und eine neue entstanden, welche, im Gegensatze zu jener für den fertigen knöchernen Schädel höherer Formen aufgestellten, sich auf den Urschädel, das Primordialcranium, bezog, und zwar nur auf dessen caudale, im Bereiche der Chorda dorsalis und des Austrittes der als metamere Gebilde und Homologa der Spinalnerven angesprochenen Gehirnnerven III—X gelegene Hälfte.

Wir wissen heute, daß diese Vorstellung Gegenbaur's nicht mehr in ihrem ganzen Umfange aufrecht zu halten ist: es war höchstwahrscheinlich niemals der ganze dem Bereiche der Parachordalia zukommende Abschnitt des Neurocraniums gegliedert und aus wirbelähnlichen Metameren bestehend, sondern nur jener, erst bei den Gnathostomen hinzugekommene caudale Teil dieses Abschnittes, welchen wir als Pars occipitalis oder, mit Fürbringer, Neocranium (besser vielleicht noch Neoneurocranium) nennen und für welchen die Entstehung aus Wirbeln auch durch die Vorgänge der Ontogenese erhärtet wird.

Dies wird verständlich, wenn wir den Erwägungen folgen — und das erscheint mir, nach allen vorliegenden embryologischen Tatsachen, geboten —, welche Goette (1875, p. 716 u. folg.) mit Bestimmtheit und, meines Wissens, als Erster zu bedenken gab: daß nämlich das Kopfskelett die jüngste Erwerbung des Kopfes und erst entstanden sei, nachdem das Hirn und die höheren, paarigen Sinnesorgane bereits vorhanden waren, der Kopf als solcher sich also bereits gebildet und vom Rumpfe grundsätzlich geschieden hatte. Goette unterscheidet zwischen primär-morphologischen und sekundär-morphologischen Organen. Diese sind gegeben in den Teilen des Skelettes, jene in dem Zentralnervensysteme, den höheren Sinnesorganen, der Wirbelsaite, den Muskeln und Nerven. „Die vergleichende Entwicklungsgeschichte der verschiedenen Primordialschädel lehrt uns aber nicht nur, daß sie weder als Kontinuum noch aus lauter homologen Wirbelanlagen entstehen, sondern vermag allein uns den Weg ihrer phylogenetischen Entwicklung anzudeuten. Wir erfahren dadurch, daß die

Schädelanlagen die spätesten Bildungen des Kopfes sind, welche sich den schon vorhandenen primär-morphologischen Teilen (Hirn, Sinnesorgane, Wirbelsaite) und deren charakteristischen Lagebeziehungen von kleinem Anfange aus bis zu immer größerer Ausdehnung anpassen und nicht etwa aus einem gleichartigen früheren Bestande durch jene Teile nachträglich abgeändert werden." Also kurz: zuerst war der Kopf, und zwar in seiner Eigenart bereits völlig ausgebildet, vor allem im Besitze der paarigen höheren Sinnesorgane; dann erst entstand, in dem bereits vorhandenen Kopfe, zu Schutz und Stütze der Weichteile, der Knorpelschädel, in notwendiger Anpassung an die bereits vorhandenen Organe, vor allem an diejenigen, welche dem Kopfe besonders Gepräge verleihen: Hirn und Sinnesorgane im dorsalen, Visceralbögen und Kiemenspalten im ventralen Teile.

Sind solche Überlegungen richtig (und dies wird, wie mir scheint, durch die vergleichende Entwicklungsgeschichte bewiesen), dann folgt eines mit Notwendigkeit daraus: im dorsalen Teile des Kopfes konnte, selbst wenn früher einmal eine vollständige Segmentation des ganzen Kopfes, nach Art des Rumpfes, bestanden haben sollte, größtenteils überhaupt kein wirbelsäulenähnlich gegliedertes Skelett entstehen, nämlich im ganzen Bereiche der paarigen Sinnesorgane, d. h. nach vorn vom caudalen Ende des Gehörorganes, nicht. Denn mit der, jeglicher Skelettbildung (von der Chorda natürlich abgesehen) vorausgegangenen Entwicklung und Entfaltung der paarigen Sinnesorgane, und durch dieselben, waren zweifellos die etwa vorhandene Segmentation bereits gestört und vor allem die Myomeren teils unterdrückt, teils wenigstens umgebildet worden; so daß, als dann später das Skelett in Erscheinung trat, im Bereiche der Sinnesorgane die (durch die Verhältnisse am Rumpfe zweifellos als solche erwiesene) Ursache zur metameren Skelettgliederung, die Metamerie der Ursegmente und Myomeren, kurz die gegliederte Muskulatur, fehlte. Bis zum caudalen Ende des Gehörorganes konnten also niemals wirbelähnliche Skelettmetameren entstehen. Erst caudal vom Gehörorgane, in der sogen. Hinterhauptsgegend, war die Möglichkeit dazu gegeben; denn hier fiel die Unterdrückung der Myomeren weg. Und so sehen wir denn hier auch in der Tat, selbst noch bei Säugerembryonen, ontogenetisch deutliche Ursegmente und Myotome auftreten, wofür ich vor allem auf die Beobachtungen Froriep's (1882) verweise; und ebenso sind hier in der Ontogenese auch wirklich mehr oder weniger deutliche, auf alle Fälle aber zweifellose Anlagen von Wirbeln oder wenigstens Wirbelrudimenten nachzuweisen.

So führt also diese, von Goette ausgegangene, auch von Fürbringer und Gaupp befolgte Betrachtungsweise zu der Annahme, daß überhaupt nur in der Regio occipitalis des Kopfes die Möglichkeit zur Bildung von Wirbeln gegeben war; ein Ergebnis, zu welchem auch Froriep (1887) und van Wijhe (1889) gekommen sind. Wir haben oben gesehen, daß es das Neoneurocranium ist, welches diesen Occipitalwirbeln entstammt, daß dieses den Cyclostomen noch fehlt und erst bei den Gnathostomen, zum Palaeoneurocranium, hinzugekommen ist. — Diese Auffassung wird noch bekräftigt durch die schon erwähnte Tatsache, daß das Palaeocranium überhaupt älter ist als die Glieder der Wirbelsäule, die Wirbel, also da war ehe es Wirbel gegeben hat.

Soweit es sich also um die einstmalige Metamerie des Kopfskelettes handelt, kann sich die Forschung, in Zukunft, am Neurocranium ganz auf die Regio occipitalis, das Neoneurocranium, beschränken.

Hier aber ist in der Tat noch manche Frage zu lösen.

Ich brauche dieserhalb nur zu erinnern an die Begriffe protometameres und auximetameres Neocranium (Fürbringer); an die Frage, ob das protometamere Neoneurocranium der Amphibien wirklich demjenigen der Selachier entspricht, also bei den Amphibien die gleiche Wirbelzahl ans Palaeoneurocranium angegliedert worden ist wie bei den Selachiern, oder, konkreter ausgedrückt, ob der sogen. „Occipitalbogen" der Amphibien, dessen Entstehung nach Art eines Rumpfwirbels schon Vogt teilweise bekannt war, aber erst von Stöhr (1879) für die Urodelen mit genügender Klarheit erkannt und geschildert worden ist, wirklich einem Multiplum von Skelettmetameren (Wirbeln) entspricht, wie dies Gegenbaur (1887/88), Fürbringer (1897), Platt

(1897), Gaupp (1897), Peter (1898) und Marcus (1910) annehmen[1], oder nur einem einzigen Wirbel bezw. Wirbelbogen, wie dies aus Stöhr's Angaben (1879) unmittelbar hervorzugehen scheint, von Sewertzoff (1895) und neuerdings von Goodrich (1911) vertreten und, wie ich glaube, mit guten Gründen belegt worden ist.

Auch ist hier die Ansicht Froriep's (1905) zu nennen, daß, entgegen der allgemein herrschenden Auffassung, sogar bei Selachiern und Mammalien, wie Amnioten überhaupt, die craniovertebralen Grenzen an der gleichen Stelle gelegen und also einander homolog seien. Dadurch erhebt sich die Frage, ob die Craniovertebralgrenze nicht in der ganzen Wirbeltierreihe überhaupt die gleiche sei[2], oder ob, wenn sie bei Selachiern und Amnioten auch die gleiche wäre (was sehr wohl möglich und mir persönlich durchaus wahrscheinlich ist), sie nicht doch zwischen anderen Gruppen verschieden sein könne, z. B. zwischen den Cyclostomen und den Selachiern, oder den heutigen Selachiern und den Amphibien; das letztere in dem Sinne, daß die Grenze bei Amphibien weniger weit caudal läge als bei den jetzigen Selachiern (was ich ebenfalls für sehr wahrscheinlich halte), die Selachier also, in diesem Punkte, auf fortgeschrittener, höherer Stufe stünden als die Amphibien (was ich für wahrscheinlich und durchaus möglich halte, obwohl die Selachier, als Fische, im allgemeinen selbstverständlich tiefer stehen als die Amphibien).

Es handelt sich also darum, festzustellen, wie groß in den einzelnen Tiergruppen die Zahl der in der Hinterhauptsgegend des Schädels aufgegangenen Wirbel ist.

Auf alle diese Fragen kann hier nicht eingegangen werden. Ich denke aber, aus dem Vorstehenden erhellt zur Genüge, wie wenig Bedeutung, abgesehen von der Occipitalregion, die Frage nach der Metamerie des Kopfes und ihre Beantwortung für die Beurteilung der Genese des Craniums, insbesondere des Palaeoneurocraniums, in Zukunft noch haben kann. Denn, wie wir gesehen haben, würde selbst der Nachweis einer ehemaligen vollkommenen Metamerie des ganzen Kopfes keinen irgendwie derartigen Schluß für das Palaeoneurocranium zulassen, dessen nichtmetamere Entstehung als durch die Tatsachen, namentlich der vergleichenden Ontogenie, genügend bewiesen erachtet werden kann.

Darum könnte es m. E. nur förderlich sein, wenn künftig, soweit es die Frage der Metamerie betrifft, abgesehen natürlich von der Occipitalregion, die beiden Probleme „Cephalogenese“ und „Craniogenese“ scharf voneinander geschieden und auseinandergehalten würden. Dies ist, wie mir scheint, in mancher bisherigen Arbeit nicht genügend geschehen.

Aber auch aus einem anderen Grunde noch will mir die scharfe Trennung der beiden Probleme, in dem angegebenen Sinne, ratsam erscheinen: ich meine die vielfach noch vorliegende gänzliche Unsicherheit unserer Einsicht in die Cephalogenese, die Genese des Kopfes, besonders in den Grad des einstigen metameren Aufbaues

[1] So schreibt z. B. Fürbringer (l. c. p. 485) gegen Sewertzoff: „Der sog. Occipitalbogen der Amphibien scheint mir, seine phylogenetische Realität vorausgesetzt, viel eher das Rudiment eines Multiplums von primären Occipitalwirbeln zu repräsentiren und somit, allerdings in viel weiter vorgeschrittener Verkümmerung, der Summe der Occipitalwirbel der Selachier vergleichbar zu sein.“ — Ich führe hier noch die betreffenden Ausführungen Gegenbaur's (1887/88, p. 70—72) an, weil man im Zweifel sein könnte, ob Gegenbaur unter den obigen Autoren mit Recht genannt sei (wobei ich bemerke, daß auch Goodrich den Gegenbaur unter dieselben einreiht): „Die Ontogenese des Craniums hatte nur wenige auf die Metamerie bezügliche Fragen aufgeworfen. Von diesen ist die wichtigste jene, welche das Verhalten der Occipitalregion betrifft.

Die Anlage dieses hintersten Abschnittes des Craniums hatte bereits Vogt bei *Alytes* als Wirbel gedeutet. In neuerer Zeit fand Stöhr bei urodelen Amphibien (*Triton*) Ähnliches und indem er solches auch für *Rana* erkannte, folgert er, daß dieses ein Wirbel sei, welcher sich dem Cranium anschließe. ‚Dieser gehört in einer gewissen Epoche der Entwickelungsgeschichte gar nicht dem Schädel, sondern der Wirbelsäule an.‘ Weiterhin heißt es: ‚der Schädel ist in stetem caudalen Vorrücken begriffen‘. Ich kann mit dieser Betrachtungsweise nicht übereinstimmen. Was den ‚Occipitalwirbel‘ betrifft, so ist dieser, wie immer auch wirbelähnlich, doch nichts Anderes als der erste Zustand der Occipitalregion des Craniums selbst. Wegen des Defektes an den Parachordalia erscheint jene isolirt, wenigstens eine Zeit lang, und hat dann größere Wirbelähnlichkeit, als beim Bestehen von Parachordalia sich ergäbe. Es ist also ein Reductionszustand im Knorpelcranium der Amphibien, der die Occipitalregion wirbelähnlich gestaltet, und der auch an anderen Stellen, wie am Schädeldache, sich ausdrückt. Daß ein solcher Zustand vorliegt, ergiebt die Vergleichung mit Selachiern, wo kein solches Wirbelgebilde erscheint.“

[2] Nachtrag: Wie dies z. B. Jaekel ganz neuerdings (1913) vertritt.

des Kopfes. Ich brauche dieserhalb ja nur auf die reiche Literatur über die Ursegmente oder Somiten des Kopfes niedriger Formen, vor allem der Selachier, auf die abweichende Deutung mancher als Urwirbel beschriebener Gebilde durch verschiedene Autoren, auf die vielfach ganz voneinander abweichenden Zahlenangaben für die Urwirbel u. dergl. mehr, hinzuweisen. Dieses zu erhärten, will ich nur einiges aus der reichen Literatur hervorheben[1]; wobei ich mich im wesentlichen auf die Selachier und Cyclostomen beschränke, jene zuerst, diese zuletzt besprechend.

a) Selachierliteratur. — Nachdem bekanntlich Goette (1875) zum ersten Male, bei Unkenembryonen, „Segmente" im Gebiete des Kopfes, und zwar vier an Zahl, eins im Vorderkopfe, drei im Hinterkopfe, beobachtet, und dann Balfour (1878), bei Selachierembryonen, das Vorhandensein eines Coeloms im Kopfe, und die Gliederung desselben in Segmente, Kopfhöhlen genannt, entdeckt hatte, waren es zunächst die Selachier, welche das Hauptobjekt der nun folgenden Untersuchungen über den metameren Aufbau des Wirbeltierkopfes bildeten. Vielgenannt sind die Arbeiten Marshall's (1881, 1882), van Wijhe's (1882), Dohrn's (cit. nach Rabl, 1892, Minot, 1892, p. 199 u. folg., Froriep, 1902), Killian's (1891) u. s. f.

Van Wijhe (1882) fand im Kopfe der Haiembryonen *(Pristiurus, Scyllium)* 9 Urwirbel (Somite, Mesodermsegmente), denjenigen des Rumpfes gleichzusetzen und homolog. Die drei vorderen (rostralen) derselben liegen vor dem Ohrbläschen und liefern die Augenmuskeln. Dabei werden die Derivate des ersten oder prämandibularen Segmentes (Musc. rectus superior, rectus internus, rectus inferior und Obliquus inferior) vom Nervus oculomotorius, dasjenige des zweiten, mandibularen Segmentes, der M. obliquus superior, vom Trochlearis, und dasjenige des dritten, hyoiden Segmentes, der Musc. rectus externus, vom N. Abducens innerviert. Das vierte Segment liegt unter, das fünfte schon caudal von dem Ohrbläschen; beide lösen sich in Mesenchym auf. Der sechste Urwirbel liefert rudimentäre Muskelfasern und geht dann auch zu Grunde. 7, 8 und 9 liefern den Vorderteil des Musc. lateralis und die Hypoglossusmuskulatur und werden vom Hypoglossus versorgt. Natürlich liegen auch 6—9 caudal vom Ohrbläschen.

Dohrn (cit. nach Froriep, 1902) beschreibt 19, und Killian (1891), an Embryonen von *Torpedo ocellata*, 17—18 Kopfurwirbel. — Nach den genannten Autoren ist also auch der Vorderkopf segmentiert: van Wijhe gibt für denselben 4, Dohrn (cit. nach Rabl, 1892) 12—15 Segmente an.

Rabl (1892) stellt eine Segmentierung des Vorderkopfes in Abrede und die von den genannten Forschern als Urwirbeln des Vorderkopfes beschriebenen Gebilde sind nach ihm überhaupt keine Urwirbel. „Ich verlange von einem Urwirbel, sagt Rabl, gleichviel ob er dem Rumpf oder Kopf angehört, daß er ein Stück des dorsalen — und nur des dorsalen — Mesoderms bilde und daß er in derselben Weise, wie ich dies für die Urwirbel des Rumpfes nachgewiesen habe, in ein Myotom (Hautmuskelplatte) und ein Sclerotom sich sondere. In keinem dieser Punkte stimmen aber die angeblichen Urwirbel des Vorderkopfes mit den Urwirbeln des Rumpfes überein. Die unvollständig voneinander getrennten Fragmente, in welche das Mesoderm des Vorderkopfes zerfällt, haben daher auch, meiner Ansicht nach, mit wahren Urwirbeln nichts zu tun." Die Zahl der Urwirbel, welche, bei den Selachiern, in die Bildung des Kopfes (und zwar des Hinterkopfes) einbezogen werden, dürfte nach Rabl kaum mehr als drei, wahrscheinlich nur zwei betragen.

Froriep (1902), an Torpedoembryonen die große Zahl der Urwirbel im Kopfe bestätigend (er fand bei 1,8—2,2 mm langen Embryonen 13), läßt die Urwirbelsäule sich nach vorn nur bis zur rostrodorsalen Ecke der ersten Schlundtasche, d. h. soweit die spezifisch differenzierte Chorda reicht, erstrecken, und legt, unter Hinweis auf die anfangs wechselnde Lage des Gehörfeldes bezw. der Gehörgrube, dar, daß dies alles metotische Urwirbel (oder occipitale seiner früheren Bezeichnung) seien, prootische Urwirbel im üblichen Sinne des Wortes es also gar nicht gäbe. Nach vorn von diesem gegliederten, aus Urwirbeln und zugehörigen Seitenplatten be-

[1] Genaue Literaturzusammenstellungen findet man, bis zu den jeweiligen Zeiten, bei Rabl (1892), Froriep (1892, 1894), Kupffer (1893—1900).

stehenden Mesoderm, im Bereiche der hinfälligen Chorda und einem noch davor gelegenen achordaten Teile, liegt ungegliedertes Mesoderm. Froriep unterscheidet diese beiden Mesodermabschnitte, den gegliederten und ungegliederten, als spinalen und präspinalen Teil des Kopfmesoblastes. In dem letzten, dem präspinalen Mesoderm, entstehen die drei ersten Somite van Wijhe's, die prämandibulare, mandibulare und postmandibulare Kopfhöhle, aus welchen bekanntlich auch die Augenmuskeln hervorgehen, welche aber Froriep, gleich Rabl, als echte Urwirbel nicht anerkennt, weil Art und Zeit ihres Auftretens gegen eine solche Deutung sprächen; nur eine Homodynamie der beiden wird zugestanden, insoweit als beide aus dorsalem Mesoderm hervorgehen.

Von der Ontogenese des Kopfes der untersuchten Torpedoembryonen entwirft Froriep folgendes Bild:

Froriep unterscheidet, entsprechend den beiden eben genannten Teilen des Kopfmesoderms, auch zwei Abschnitte des Kopfes selbst, welche er gleichfalls spinal und präspinal nennt. Die Grenzen dieser Kopfabschnitte fallen mit den Grenzen der beiden Mesodermabschnitte zusammen. Es enthält also nur der spinale Kopfabschnitt Urwirbel, und zwar zunächst 13, welche aber größtenteils, durch Auflösung in Mesenchym, zugrunde gehen; der präspinale Kopfabschnitt, welcher ursprünglich sehr klein ist und nur durch das den Urdarmgrund umfassende Mesoderm repräsentiert wird, die Matrix für sämtliche Visceralbögen bildet und, im Hinblick auf die spätere Gestaltung, den eigentlichen Kopfbezirk darstellt, besitzt keine Urwirbel.

Das gegenseitige Verhältnis zwischen den beiden Kopfbezirken gestaltet sich, im Verlaufe der Ontogenese, nun folgendermaßen: Der anfangs minimale präspinale Abschnitt erfährt ein bedeutendes Wachstum, durch Vergrößerung des Mesoderms und der Medullarplatte; so dehnt er sich gleichzeitig rostralwärts und caudalwärts beträchtlich aus, in der letzten Richtung auf Kosten des spinalen Abschnittes. Es beginnt ein Kampf um den Raum zwischen spinalem und präspinalem Abschnitte, in welchem der spinale unterliegt und größtenteils dem Untergange verfällt: das rostrale Ende der Urwirbelreihe schwindet Schritt für Schritt, ein Urwirbel nach dem anderen löst sich in Mesenchym auf. In diesem Kampfe wird der präspinale Abschnitt unterstützt durch die, parallel dem caudalwärts gerichteten Wachstum seines Visceralbogenteiles; in caudaler Richtung sich entfaltende Vagusplatte, welche die Auflösung der von ihr überkreuzten Urwirbel des spinalen Abschnittes in Mesenchym bewirkt und erst im Bereiche des drittletzten Kopfurwirbels ihr Ende, und damit das Ende ihres Wirkungskreises erreicht[1]. — Von diesem Auflösungsprozeß bleibt unberührt die Chorda dorsalis: ihr zu den schwindenden Urwirbeln gehöriger Teil bleibt erhalten und tritt in den Dienst des präspinalen Kopfmesoderms, welches dem sich in Mesenchym auflösenden und zurückweichenden Urwirbelmaterial nachfolgt und so in Gebiete eindringt, welche früher von Urwirbeln eingenommen waren, eine Entfaltung, welche der präspinale Mesoblast, wie überhaupt Kopfabschnitt, eben nur dadurch bewerkstelligen kann, daß er sich an das von den zugrunde gehenden Urwirbelreihen zurückgelassene spinale Achsenskelett, eben die Chorda, anklammert. Jenes aus den aufgelösten Urwirbeln hervorgegangene Mesenchym aber liefert für die Chorda eine reichliche Hülle von skeletoblastischem Materiale, welches die Anlage der später sich entwickelnden Parachordalia bildet. — Im Bereiche des präspinalen Mesoblasts entstehen die Schlundtaschen, und zwar allmählich, in orocaudaler Richtung, entsprechend der caudalen Ausdehnung dieses Mesodermteiles, welcher also die Grundlage für alle Visceralbogen abgibt. Die erste Schlundtasche wird von dem präspinalen Mesoblasten ganz umgeben, so daß hier auch eine dorsale Zone dieses Mesoderms vorhanden ist; ihr entsprechen van Wijhe's II. und III. Somit und schließt sich das rostrale Ende der Urwirbelreihe unmittelbar an. Die caudalen, hinter dem Hyoidbogen gelegenen Visceralbögen dagegen scheinen keine zu ihnen gehörige dorsale Mesodermteile zu haben.

Diesen ontogenetischen Hergang der Kephalogenese überträgt Froriep auf die Phylogenese des Kopfes. Die Grundanschauung ist dabei folgende: Ein ursprünglich außerordentlich kleiner, Urwirbeln entbehrender, also nur ungegliedertes Mesoderm besitzender sogen. präspinaler Bezirk des Körpers wächst rostral- und caudalwärts mächtig aus, wobei sich gleichzeitig in seinem Bereiche Schlundtaschen und Visceralbögen sowie die

[1] Vergl. dazu besonders: Froriep, Arch. f. Anatomie. 1901.

paarigen Kopfsinnesorgane, Nase, Auge und Ohr[1], entwickeln und ferner, in Anpassung an die Entfaltung der Sinnesorgane, der vorderste Teil des Centralnervensystems, das Gehirn, sich bedeutend vergrößert. Außerdem bringt dieser präspinale Teil, bei seinem caudalen Vorrücken, das Mesoderm und die Nerven im vorderen Teile des spinalen Körperbezirkes teils zur Auflösung in Mesenchym, teils gar zum Schwinden, und vereinigt sich mit Resten derselben, der erhalten gebliebenen Chorda und den Abkömmlingen der Kopfganglienleiste zum ersten in der Wirbeltierphylogenese zustande gekommenen, uns heute noch real vorliegenden Kopfe. Man hat, sagt Froriep, den Eindruck eines Vorganges, darin bestehend, „daß ein präspinaler Körperabschnitt, der Träger der Respirations- und aller Sinnesapparate, also der essentiellen Bestandteile des Kopfes, sich über das rostrale Ende des spinalen Abschnittes, d. h. des Locomotionsapparates oder späteren Rumpfes, herüberstülpt, und dabei an letzterem in dem umfaßten Bereich alles vernichtet, was er nicht brauchen kann, d. h. alles außer dem axialen Skelet“[2]. Froriep gelangt damit „zu der den ontogenetischen Befunden einfach entsprechenden Vorstellung, daß die Entstehung des Wirbeltierkopfes wie eine jede fortschrittliche Organisation eine Neubildung war, eine mit teilweiser Rückbildung und Verschmelzung vorhandener Organsysteme verknüpfte Neubildung aus gegebenen Anlagen heraus“[3].

Welche Ursachen und treibenden Faktoren in diesem Entfaltungs-, Umgestaltungs- und Verschmelzungsprozesse wirksam und tätig waren, das läßt sich freilich bisher aus der Ontogenese nicht erkennen. Nur das Eine kann man sagen: zur Zeit des Eintrittes der Organverschmelzung, d. h. im Beginne der eigentlichen Cephalogenese, war die Wirbelsäule, oder wenigstens der rostrale Abschnitt derselben, fertig ausgebildet[4].

Eine Vergleichung mit den Verhältnissen des Amphioxus wird nicht gegeben.

Mit dieser Auffassung und diesen Ansichten über den phyletischen Hergang der Kephalogenese tritt Froriep in bewußten und scharfen Gegensatz zu den Anschauungen Gegenbaur's[5].

Nach Gegenbaur[5] ist der Kopf der cranioten Wirbeltiere hervorgegangen aus einem metamer angelegten Körperabschnitte, insbesondere entstanden aus einem metameren Zustande, welcher gegeben war in dem gleichzeitigen Vorhandensein einer dorsalen, vom Mesoderm, und einer ventralen, vom Endoderm, d. h. den Schlundtaschen bezw. Kiemenspalten, beherrschten Metamerie, und zwar so, daß ventrale und dorsale Metamerie einander congruent waren, d. h. daß die primitive Urwirbelgliederung der dorsalen mit der Visceralbogengliederung der ventralen Zone zusammenfiel und organisch vereinigt gewesen ist. Dieser primitive Kopf wäre gegen den Rumpf abgegrenzt gewesen, durch die primitive, intermetamer gelegene Kopfrumpfgrenze. — Weiterhin sei dann die dorsale Metamerie geschwunden, während sich die ventrale, am Kiemenapparate, erhalten habe. Indem so also die Urwirbel, von der Kopfrumpfgrenze aus beginnend, zugrunde gegangen seien, hätte es, im dorsalen Gebiete des Kopfes, Raum und Platz gegeben für eine Einwanderung von Rumpfurwirbeln, ein Vorgang, welcher denn auch tatsächlich erfolgt sei, und für dessen Annahme Gegenbaur die nötige Stütze in der Berücksichtigung der Abkömmlinge dieser letzten Somite, also des fertigen Zustandes, insbesondere der Muskulatur, findet. Gegenbaur betrachtet demnach nicht alle in der Ontogenese heute noch im Kopfgebiete auftretenden Urwirbel als wirkliche, d. h. ursprüngliche Kopfurwirbel, sondern, auf van Wijhe's Angaben bezogen, nur dessen sechs ersten Somite, während er in den drei letzten Kopfsomiten dieses Autors eingewanderte Rumpfsomite, also gar keine dem Kopfe ursprünglich zugehörigen Teile erblickt. Gegenbaur unterscheidet daher am Kopfe zwei Abschnitte: einen palingenetischen, aus den erhalten gebliebenen Teilen des angenommenen ursprünglichen, primitiven Kopfes hervorgegangenen Abschnitt, und einen cänogenetischen, mit dem Bereiche der hypothetisch eingewanderten Rumpfurwirbel zusammenfallenden.

---

[1] Das Gehörfeld entsteht und liegt allerdings bereits im Bereiche der beiden vordersten, von Froriep beobachteten (mit *n* und *o* bezeichneten) Urwirbeln (Froriep, 1902. p. 37—42).

[2] Anatom. Anz. 1902. Bd. 21. p. 549. — [3] Anatom. Anz. 1902. Bd. 21. p. 547. — [4] Anatom. Anz. 1902. Bd. 21. p. 547.

[5] Siehe vor allem: Gegenbaur, Morpholog. Jahrb. Bd. 13. 1887/88, und vergl. dazu auch Froriep, Anatom. Anz. 1887. Bd. 2.

Es ist klar, daß, nach dieser Auffassung, die Vorgänge der Ontogenese ganz anders zu beurteilen sind als wie nach Froriep's Meinung; so könnten z. B. darnach „die Kopfsomite in der Art, wie sie bei den Selachiern auftreten, nicht sehr primitiven Zuständen des Kopfes entsprechen", wie sich Gegenbaur gegen Ahlborn (1884) ausdrückt[1]. Froriep ist, wie gesagt, sich auch dieses scharfen Gegensatzes zu Gegenbaur wohl bewußt. Da er seine, aus dem Studium der Ontogenese gewonnene Überzeugung nicht aufgibt, so steht er nicht an, Gegenbaur's Hypothese und Auffassung als unhaltbar zu bezeichnen[2].

Bereits vor Froriep war für die Kopfurwirbel von *Torpedo* die Zahl 13 angegeben worden: von Sewertzoff (1898). Diese Sewertzoff'schen Urwirbel oder Somite (Metameren) decken sich indessen keineswegs mit denjenigen Froriep's, weshalb ich kurz darauf eingehe.

Ausgehend von den Angaben van Wijhes, daß bei *Pristiurus* und *Scyllium* 9 Kopfsomite vorhanden seien, und denjenigen C. K. Hoffmann's (1894), daß bei *Acanthias* im Hinterkopfe es noch ein Segment mehr gäbe als bei den von van Wijhe untersuchten Formen, indem bei *Acanthias* ein Rumpfsegment mehr (Hoffmann hält, mit Gegenbaur, die drei letzten Kopfsegmente van Wijhe's für eingewanderte Rumpfsegmente) in den Kopf einbezogen werde, sowie endlich von den Angaben Dohrn's und Killian's über eine weit größere Anzahl Kopfurwirbel bei den Rochen (*Torpedo*), stellte sich Sewertzoff folgende zwei Fragen zur Beantwortung: 1. Ist der Kopf der Haie und Rochen nach demselben Typus segmentiert oder nach zwei verschiedenen? 2. Wenn letzteres der Fall ist, welcher Typus der Segmentation, derjenige der Haie (mit einer kleineren Anzahl von Metameren), oder derjenige der Rochen (mit einer größeren Anzahl derselben), kann dann als der primitivere angesehen werden?

Sewertzoff hat von Squaloiden *Pristiurus* und *Acanthias* untersucht, von Batoiden *Torpedo ocellata* und *marmorata*.

Darnach gibt es im Kopfe von *Torpedo* 13 Metamere oder Urwirbel. Dieselben sind aber nicht, wie bei Froriep, alle metotisch, sondern nur 8 von ihnen (6—13), indem die Ohrblase über dem 5. und teilweise auch noch dem 6. gelegen ist. Die vorderen Somite gehören dem Vorderkopfe an und verhalten sich genau so wie von van Wijhe für die Haie angegeben. Das 4. scheint sich noch an der Bildung des Musculus rectus lateralis oculi zu beteiligen; 5, 6, 7 und 8 atrophieren; 9, 10 und die folgenden geben dem Vorderteile des Musculus lateralis und der Hypoglossusmuskulatur Ursprung; 12 und 13 entsprechen den beiden Hypoglossuswurzeln, welche später zugrunde gehen. Da bei den Haien 5 *(Pristiurus)* bis 6 *(Acanthias)* metotische Urwirbel vorhanden sind, bei *Torpedo* aber 8, da sich ferner die vorderen in beiden Gruppen völlig gleich verhalten, so kommt der Unterschied auf die hintere Kopfregion und ist gegeben durch das Vorhandensein einer größeren Anzahl Urwirbel hierselbst bei den Rochen. Sewertzoff sucht dies zu erklären aus einer Verkürzung der Somite bei *Torpedo* infolge einer Verkürzung des Rumpfes: bei der Verkürzung des Körpers des elektrischen Rochens kommt auf den Kopf, der an Größe nicht abgenommen hat, eine größere Anzahl der verkürzten Somite, als diejenigen Ahnen von *Torpedo*, die einen langen Körper hatten, besaßen. Es seien bei der Verkürzung des Körpers eine größere Anzahl Rumpfsomite in den Kopf eingedrungen und die Kopfgrenze sozusagen caudalwärts verschoben worden. Die beiden oben angegebenen Fragen beantwortet Sewertzoff demnach folgendermaßen: 1. Der Kopf der Squaloidei und der Batoidei ist nach einem und demselben Typus segmentiert. 2. Die Polymerie des Rochenkopfes ist ein sekundär erworbenes Merkmal und hängt wahrscheinlich mit dem allgemeinen Kürzerwerden des Körpers zusammen.

Es leuchtet ohne weiteres ein, daß diese Angaben und Ansichten Sewertzoff's sich mit Froriep's Befunden und Anschauungen nicht wohl vertragen, sondern denselben ebenso sehr entgegengesetzt sind wie sie im allgemeinen mit van Wijhe's Auffassung übereinstimmen.

---

[1] Morpholog. Jahrb. Bd. 13. p. 32.

[2] Anatom. Anz. 1887. Bd. 2. p. 817—818 und p. 835; ferner: Anatom. Anz. 1902. Bd. 21. p. 546.

Einen, wie ich urteile, ebenfalls von Froriep vollständig, von Gegenbaur wenigstens in mancherlei Hinsicht abweichenden Standpunkt nimmt Ziegler ein, welcher neuerdings (1908), und zwar gleichfalls an *Torpedo*-Embryonen, das Studium des Kopfproblems aufgenommen hat. Den Anlaß zu dieser Untersuchung gab die gelegentliche Beobachtung, „daß die mesodermalen Höhlen des Mandibularbogens und der folgenden Kiemenbögen in ganz ähnlicher Weise mit dem Pericardium in Verbindung stehen. wie die Rumpfsegmente mit der Peritonealhöhle zusammenhängen."

Als die grundlegende Frage des ganzen Kopfproblems betrachtet Ziegler folgende: Wie viele Ursegmente (Somite) sind in die Bildung des Kopfes eingegangen? „Denn die Ursegmente sind phylogenetisch älter als der Schädel und in gewissem Sinne auch älter als das Gehirn." Es muß also die ursprüngliche Zahl der Ursegmente im Kopfe festgestellt werden, außerdem aber auch ihre Beziehungen zu den Nerven und Kiemenspalten. Ziegler gelangt dabei zu einer „neuen Auffassung und zu einem Gesamtbilde der Segmentierung des Kopfes, wie es bisher in der Literatur nicht vorhanden ist." — Ein besonderes Gewicht wird auf das Verhältnis zwischen Ursegmenten und Kiemenbögen gelegt: jedem Kiemenbogen entspricht ein Ursegment, es stimmt somit die Myomerie mit der Branchiomerie überein; ein Resultat, welches direkt entgegen ist den Ansichten Ahlborn's (1884), daß Branchiomerie und Mesomerie voneinander unabhängig und beide zwei wesentlich verschiedene Arten von Segmentierung seien, indem die eine das Entoderm, die andere das Mesoderm beträfe[1]. Nach Ziegler aber sind die Ursegmente nicht nur älter als die Kiemenspalten, sondern es entsteht auch jede Kiemenspalte ursprünglich zwischen zwei Somiten[2], also intersegmental, so daß jeder Kiemenbogen einem Somiten entspricht. Die Ursegmente des Kopfes hängen mehr oder weniger deutlich mit der Pericardialhöhle zusammen, wie diejenigen des Rumpfes mit der Leibeshöhle. Prämandibularsomit, Mandibularsomit und Hyoidsomit, welche den drei ersten Somiten van Wijhe's entsprechen, werden, im Gegensatze zu Rabl und Froriep, als echte Somite aufgefaßt. Im Gebiete des Mandibularsegmentes, das den Musculus obliquus superior oculi liefert, kommen kleine Höhlen, Microcoelen, vor, denen Ziegler (im Gegensatze zu Dohrn) keine morphologische Bedeutung zuschreibt. Das 4. Somit, Glossopharyngeussomit, gehört dem ersten Branchialbogen an. 5., 6. und 7. Segment liegen in den folgenden Branchialbögen und werden vom Autor als die drei Segmente des Vagus bezeichnet. Diese drei letzteren Segmente sind größtenteils in Mesenchym aufgelöst und daher schwer zu erkennen. Daß aber hier wirklich Somite vorliegen, ist nicht allein durch die Analogie der vorhergehenden Bögen wahrscheinlich gemacht, sondern wird auch durch die Anwesenheit der zugehörigen Myotome bewiesen: es liegen nämlich unter dem Vagus drei Myotome. — Zwischen dem dritten Vagussomit und dem folgenden, dem achten Somit bricht die letzte Kiemenspalte durch. Das achte Somit liegt also postbranchial und Z. nennt es das erste postbranchiale Somit der pentanchen Selachier. Es ist auch dadurch wichtig, daß über ihm die Ganglienleiste von der Außenseite der Ursegmente nach der Innenseite derselben zieht. — Die folgenden Somite sind gleichartig und bieten keine Besonderheiten mehr. — Auch die Nervenganglien des Kopfes hat Z. beachtet und untersucht. Hauptergebnis: Die Reihe der Ganglien entspricht der Reihe der Somite. Das Facialis-Acusticusganglion liegt über dem Hyoidbogen, das Glossopharyngeusganglion über dem Glossopharyngeusbogen, die Vagusganglien über den Vagusbögen; in entsprechender Weise das Trigeminusganglion über dem Mandibularbogen. Das Ciliarganglion kann der Prämandibularhöhle zugeordnet werden. Später treten Verschiebungen ein. — Spinalganglien fehlen auch in den drei Vagussegmenten. Es können daher alle Kopfganglien als den Spinalganglien entsprechend und deren Stelle vertretend aufgefaßt werden. Erst in den postbranchialen Somiten treten medial gelegene Spinalganglien auf, doch ist das Vorhanden-

[1] So heißt es beispielsweise bei Ahlborn a. a. O. S. 329: „. . . die Branchiomerie geht unabhängig neben der primären Mesomerie einher und erstreckt sich über die primär unsegmentierten mesodermalen Seitenplatten nicht nur des Kopfes, sondern auch eines vorderen Rumpfabschnittes."

[2] Was übrigens schon Goette (1875) für Unkenembryonen, wenigstens teilweise, nämlich für die ersten 3 Kiemenspaltenpaare, beobachtet und angegeben, allerdings für das 4. und 5. Paar vermißt hat.

sein eines solchen für das achte Somit noch zweifelhaft, wie denn auch die drei folgenden rudimentär sind. — Auf Grund dieser Befunde und Ansichten entwirft Z. ein Grundschema des Craniotenkopfes. Den Mund der Cranioten hält der Autor für ein medianes, von Anfang an unpaariges Gebilde, welches nicht aus Kiemenspalten hervorgegangen ist. — Schließlich prüft Ziegler seine theoretische Auffassung an der Organisation des *Amphioxus* und zieht aus der Entwickelungsgeschichte dieses Tieres folgende Schlüsse: Die Ursegmente sind phylogenetisch älter als die Kiemenspalten. Jede Kiemenspalte entsteht ursprünglich zwischen zwei Ursegmenten, jeder Kiemenbogen entspricht also einem Somit. Das sogen. erste Somit des *Amphioxus* entspricht dem Mandibularsomit der Cranioten. Das präorale Schnauzenbläschen des *Amphioxus* ist dem Prämandibularsomit der Cranioten homolog. Die phylogenetisch alten Ganglien des Kopfes der Cranioten (Ciliarganglion, Trigeminusganglion, Facialis-Acusticusganglion, Glossopharyngeusganglion und drei Vagusganglien) entsprechen segmentalen Nerven des *Amphioxus*. — Der vordere Teil des Kopfes der Cranioten entspricht in bezug auf die ursprüngliche Gliederung dem vordersten Teil des *Amphioxus*. Die weitgehenden Unterschiede, welche zwischen dem Kopfe des *Amphioxus* und demjenigen der Cranioten bestehen, erklären sich einerseits aus der caenogenetischen Asymmetrie der *Amphioxus*-Larve, andererseits aus dem großen Wachstume des Gehirns und der Entwicklung der großen Sinnesorgane (Nase, Auge, Ohr) bei den Cranioten.

Vergleicht man Ziegler's, hier kurz wiedergegebenen Ansichten mit denjenigen Froriep's, so fällt einem sofort der außerordentliche Unterschied zwischen den Auffassungen der beiden Autoren auf; in der Tat: die beiderseitigen Auffassungen sind zumeist einander grundsätzlich entgegengesetzt: nach Froriep geht der Kopf der Cranioten hervor vornehmlich und in allererster Linie aus einem vorderen ungegliederten, zunächst sehr kleinen Körperabschnitte, nach Ziegler aus einem vollständig metamer gebauten, also gegliederten Abschnitte, mit getreuer Übereinstimmung zwischen dorsaler und ventraler Metamerie. Beide Ansichten sind Ergebnisse von Studien an Selachier-, insbesondere *Torpedo*-Embryonen. Allerdings sind die Methoden der beiden Autoren nicht unwesentlich voneinander verschieden: Froriep hat mehr die ganze Ontogenese des Kopfes verfolgt und in Betracht gezogen, Ziegler dagegen, neben der Vergleichung mit *Amphioxus*, eigentlich nur die Befunde an einem Stadium (dem Balfour'schen J—K, welches, bei *Torpedo*, auf Embryonen mit 3—4 bereits durchgebrochenen Kiemenspalten, 44 Ursegmenten und einer Körperlänge von 6,5 mm zutrifft) zur Grundlage seiner Erwägungen über Genese und ursprünglichen Aufbau des Craniotenkopfes gemacht. Während man so von vornherein ein größeres Vertrauen zur Grundlage der Froriep'schen Auffassung gewinnen könnte, rechtfertigt Ziegler sein Verfahren mit folgenden Worten: „Es gibt in der Entwickelung der Selachier ein Stadium, welches für das Kopfproblem ganz besonders wichtig ist. Dieses Stadium tritt dann ein, wenn die Kopfganglien und die Spinalganglien sich aus der Ganglienleiste herausdifferenziert haben, und wenn die Ursegmente so weit ausgebildet sind, daß man die Muskelbildung in den Myomeren erkennen kann. Zu dieser Zeit zeigt der Embryo eine relativ regelmäßige Segmentierung, welche in späteren Stadien durch secundäre Verschiebungen im Kopfgebiet wieder verwischt wird[1]."

So weit der (ja keineswegs vollständige) Überblick über die auf Selachierembryonen sich beziehende Literatur. Es geht eigentlich wohl schon daraus zur Genüge hervor, wie außerordentlich weit entfernt von einer auch nur einigermaßen befriedigenden Lösung das Problem der Kephalogenese, in ontogenetischer wie phylogenetischer Hinsicht, noch ist.

b) Cyclostomenliteratur. Neben dieser Selachierliteratur geht nun noch eine auch schon recht beträchtliche Literatur über die gleiche Aufgabe betreffende Beobachtungen und Befunde an anderen Formen und darauf gegründete Schlüsse einher. Darunter ist, infolge der systematischen Stellung des Untersuchungsobjektes, am wichtigsten diejenige über die Cyclostomen, auf welche ich noch kurz eingehen will; auch hier: ohne vollständig zu sein.

[1] Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. 1898. Bd. 43. p. 656.

Nach vorausgegangenen Mitteilungen Kupffer's (1888), in welchen der Autor, an *Petromyzon Planeri*, eine für Kopf und Rumpf verschiedene Entstehungsweise des Mesoderms angibt, indem es im Kopfe (die Kiemenregion einbegriffen) genau so entstehen soll wie beim *Amphioxus*, also durch Falten- oder Divertikelbildung des Entoderms vom Urdarme aus (wobei die gebildeten Mesodermfalten den gesamten Mesodermplatten, Urwirbeln und Seitenplatten, entsprächen), im Rumpfe dagegen durch Abspaltung vom Entoderm, und zwar so, daß zuerst die Urwirbel, für sich abgeschlossen, entstünden, später die Seitenplatten, ist auch hier Goette (1890) der Erste, welcher, nach sehr zuverlässigen Beobachtungen an *Petromyzon fluviatilis*, genaue Angaben über die Entwickelung des Kopfmesoderms macht. Mit einer einzigen Ausnahme hat Goette bereits alle die später von Koltzoff (1899 und 1902) für *Petromyzon Planeri* so eingehend beschriebenen Urwirbeln oder Mesomeren des Kopfes gesehen, in ihrer Entwickelung genau verfolgt und abgebildet. Nur Koltzoff's erstes oder prämandibuläres Somit hat er nicht gesehen, so daß also Goettes erstes Mesomer dem zweiten Somite Koltzoff's entspricht.

Des Näheren gehe ich auf die Goette'sche Darstellung nicht ein; wie ich denn auch die nun folgenden Arbeiten Kupffer's (1890, 1894, 1895 und 1900) übergehe, und zwar deswegen, weil sie, gleich Goette's Angaben, bereits von Koltzoff, welchem ich mich sofort zuwende, eingehend verwertet worden sind.

Koltzoff also ist es, welcher, durch seine ausgedehnten Untersuchungen an *Petromyzon Planeri* (1899 und 1901/02), eine Hauptstütze für die Annahme einer ursprünglich gleichmäßigen und durchgreifenden Metamerie des Kopfes geliefert hat. Nach ihm ist die Metamerie des Kopfes des *Ammocoetes* sehr ähnlich derjenigen der Haie, wie sie van Wijhe beschrieben hat. Nur ist sie noch klarer ausgesprochen und erhält sich vollkommener beim erwachsenen Tiere. Die Reihe der Somite ist in beiden Fällen die gleiche.

Nimmt man die Kopfrumpfgrenze im Bereiche des ersten Spinalganglions an, so findet man im Kopfe des *Ammocoetes* 6 primäre Kopfsomite. Von diesen sind, wenn die Ohrblase ausgebildet ist, 3 prootisch, 3 metotisch.

Der erste Urwirbel ist der sogen. prämandibulare, der zweite der mandibulare Somit. Beide unterscheiden sich, in mehreren Punkten, von den übrigen Somiten; vor allem schon durch die Größe: der prämandibulare Somit ist auffallend klein, der mandibuläre auffallend groß. Ferner bleiben beide sehr lange mit dem Entoderm in Zusammenhang (was schon Goette für sein erstes Mesomer angegeben hatte). Trotzdem ist es, wie aus ihren Leistungen hervorgeht, unzweifelhaft, daß es echte Somite sind.

Die Reihe der Somite erhält sich vollständig; allem Anscheine nach verschwindet im Laufe der Entwickelung kein Somit ohne Rest.

Das prämandibulare Somit liefert die vom Oculomotorius versorgten Muskeln, das mandibulare den Obliquus oculi superior, außerdem das Mesoderm des Mandibularbogens, das dritte, welches auch etwas größer ist als die caudalwärts folgenden Somite und hiermit an Größe eine Mittelstellung zwischen diesen und dem mandibularen Somit einnimmt, höchstwahrscheinlich den Rectus externus oculi; alles also wie bei den Selachiern.

Das vierte Somit wird, durch das Glossopharyngeusganglion, in zwei Abteilungen zerlegt; auch das fünfte zerfällt in zwei solche. Das vierte liegt unmittelbar caudal von den Ohrbläschen, während das fünfte genau die gleiche, sehr charakteristische Lage zwischen den Ganglien des Glossopharyngeus und Vagus wie bei Haien *(Pristiurus, Scyllium, Acanthias)* besitzt.

Die folgenden Somite weisen keine Besonderheiten auf.

Die sich entwickelnden Kiementaschen entsprechen in der Lage zunächst durchaus nicht den Somiten; es besteht anfangs eine vollständige unregelmäßige Dismetamerie. So liegt z. B. die dritte Kiementasche zwischen fünftem und sechstem Myotom, die vierte unter dem achten.

Später allerdings gleicht sich diese Dismetamerie mehr aus, wenn auch nicht ganz. Dennoch, meint Koltzoff, sei kein Grund vorhanden zur Hypothese, daß es im Wirbeltierkopfe zwei verschiedene Metamerien

gäbe. Vor allem zeige die Entwickelung der Nervenganglien und Nerven des *Ammocoetes*, daß Branchiomerie und Mesomerie innerlich fest zusammenhingen. Es gibt keinen wesentlichen Unterschied zwischen der Entwickelung der Kopfganglien und derjenigen der Spinalganglien. Im Kopfe des *Ammocoetes* gibt es, wie schon hervorgehoben, nur sechs primäre Kopfsomite. „Den Intersomitalspalten entsprechen oben die dorsalen Kopfganglien, unten die Kiementaschen. Die topographische Übereinstimmung der letzteren mit den Somiten ist zerstört, doch bleibt der innere Zusammenhang mittelst der Epibranchialganglien, welche mit den segmentalen, dorsalen Kopfganglien verbunden sind. — Bei anderen Tieren können noch andere secundäre Somite in den Kopf eindringen. Es gibt aber zwischen den primären und secundären Kopfsomiten ebensowenig einen fundamentalen Unterschied, wie zwischen den ihnen entsprechenden Kopf- und Spinalganglien."[1] — Über die Gliederung des Gehirnes sagt Koltzoff: „Die Reihe der Myelomere, zwischen je zwei von denen ein Somit liegt, setzt sich fort in das Gehirn, wo man gleichfalls eine fast genaue topographische und numerische Übereinstimmung zwischen Neuromeren und Somiten (resp. Kopfganglien) constatiren kann[1]." „Wie bei *Acanthias*, so liegt auch bei jüngeren *Ammocoetes*-Embryonen die Ohrblase auf dem fünften Neuromer, und erst später kann sie mehr oder weniger weit nach hinten zurückgeschoben werden[1]."

Dies ein kurzer Überblick über das von Koltzoff gegebene Bild des gleichmäßig metameren Aufbaues des Kopfes von *Ammocoetes*.

In den letzten Jahren (1906, 1909 und 1910) hat nun Hatschek, in Anknüpfung an seine frühere Zusammenstellung einer größeren Anzahl von das Kopfproblem betreffenden Fragen und Tatsachen (1892), neue Gesichtspunkte kennen gelehrt durch Untersuchungen, infolge welcher er „das Problem der Segmentierung des Wirbeltierkopfes im wesentlichen als gelöst" betrachtet[2]. — Ich gehe, der Reihe nach, die drei Arbeiten des Autors durch.

Die erste befaßt sich mit der Organisation des vorderen Körperendes des *Amphioxus*, und hat als Hauptzweck: Aufstellung und Hervorhebung des deskriptiv anatomischen Begriffes „Akromerit", als eines am vorderen Ende gelegenen Körperteiles, welcher von den nachfolgenden typischen Körpersegmenten verschieden ist. — Dieses Akromerit entspricht dem Gebiete der sogen. „rostralen Mesodermgebilde", d. h. der unter und über der Chorda gelegenen Sub- und Suprarostralhöhlen und der seitlich von ihr gelegenen rostralen Episomitfortsätze[3]. Diese Episomitfortsätze, auch Akro-Episomite genannt, sind rostrale Auswüchse je des ersten typischen Ursegmentes oder Protosomits, und zwar ausschließlich seines dorsalen Abkömmlings, des Episomites. Sie bestehen je aus einem neben der Chorda gelegenen, nach vorn sich verjüngenden, von Plattenepithel ausgekleideten, mit dem ersten typischen Myocoel zusammenhängenden, als dessen Fortsetzung erscheinenden Hohlraume und einer diesem medial anliegenden, im perichordalen Gewebe verlaufenden, vom ersten typischen Myomerite ausgehenden, nach vorn sich ebenfalls verjüngenden Sehne, welcher bei der Larve sogar noch ein Muskelfortsatz entspricht (so daß also das erste typische Episomit (und im Larvenzustande auch sein Myotom) als überwertig erscheint). Ein Sclerocoel fehlt.

Die naheliegende Annahme, daß diese rostrale Sehne morphologisch einem Myomerit gleichwertig sei und also segmentalen Charakter trüge, lehnt Hatschek ab, durch den Hinweis, daß auch an einer Anzahl nachfolgender Myomerite eine (wenn auch viel geringere) sehnenartige Bildung zu finden sei.

Dem Akro-Episomit entspricht auch am Medullarrohre ein Abschnitt, das primitive Hirnbläschen (Akro-Neuromerit), in welches sich das vorderste typische Neuromerit fortsetzt, wobei die Grenze zwischen beiden der erste typische Dorsalnerv bildet.

Auch eine hyposomitische Bildung, ein Akro-Hyposomit, entspricht dem Akro-Episomite: die larvale „Subrostralhöhle", welche aber unabhängig vom Akro-Episomite entsteht.

[1] Anatom. Anz. 1899. Bd. 16. p. 522. — [2] Morpholog. Jahrb. Bd 53. p. 1. — [3] Episomit = Urwirbel = dorsaler Teil der Ursegmente (Protosomite); dementsprechend: Hyposomit = ventraler Teil der Ursegmente (Protosomite).

Akro-Episomit, Akro-Hyposomit und Akro-Neuromerit gehören einem vor den typischen Metameriten gelegenen Körperabschnitte an, eben dem „Akromerit".

Während also im übrigen für den ganzen Körper des *Amphioxus* das wichtigste und zugleich äußerst primitive Hauptmerkmal eine annähernd homonome Segmentierung der episomatischen Organe (Episomite nebst ihren Myomeriten, ferner Neuromeriten usw.) ist, nehmen jene vordersten Gebilde, welche zusammen das Akromerit ausmachen, eine Sonderstellung ein, und damit rechtfertigt sich eben die Aufstellung des Begriffes „Akromerit".

Die Frage, ob das Akromerit „etwa einer unsegmentierten Region, oder dem Teilstücke eines Segments, oder einem ganzen Segmente, oder gar einer Vielheit von Segmenten entspricht", läßt Hatschek unerörtert.

In der zweiten und dritten Arbeit bildet *Petromyzon fluviatilis*, und zwar mit Embryonen bestimmter Größe, das Untersuchungsobjekt.

In der zweiten (1909) werden, auf Grund der Befunde an einem Embryonalstadium mit zwölf wohlgesonderten postmandibularen Mesodermsegmenten, die für die morphologische Analyse der Kopfbildung der Wirbeltiere, sowie für das Verständnis der Architektur der einzelnen Kopforgane und insbesondere des Gehirns so bedeutungsvolle Frage nach dem primären Vorderende des Craniotenkopfes (wo dasselbe zu suchen sei), sowie die Frage nach dem Vorderende der Hirnachse (welcher Punkt als Vorderende des Medullarrohres bezw. des Gehirns zu bezeichnen sei) erörtert; Fragen, welche eine im wesentlichen richtige Beantwortung bereits durch K. E. v. Baer und Goette erfahren haben.

Danach ist das primäre Vorderende, der primitive vordere Pol des Wirbeltierkopfes, wie des ganzen Körpers, natürlich nicht zu suchen in der Schnauze, als welche das sekundäre Ende des Craniotenkopfes darstellt und keineswegs dem Rostralende des *Amphioxus* entspricht, sondern in der (wahrscheinlich noch der Ventralseite angehörigen) „Hypophysenecke" (auch Hypophysenwinkel genannt), d. h. an derjenigen Stelle, welche genau dort liegt, wo der Boden des Medullarrohres und das Dach des Urdarmes vorne endigen und das Ectoderm eine nach einwärts vorspringende Ecke (eben die Hypophysenecke) bildet, von welcher aus sich später die Hypophyseneinstülpung entwickelt; an dieser Stelle treffen dorsale und ventrale Mittellinie des Kopfes zusammen. Nur dieser primitive vordere Pol des Craniotenkopfes und -körpers ist mit dem Zustande des *Amphioxus* zu verknüpfen; und da stellt sich das chordale Rostrum des letzteren als eine Verlängerung jenes primitiven Vorderendes heraus und ist daher keineswegs dem nasalen Rostrum etwa der Haie oder Störe gleichzusetzen. Das primäre Vorderende der Vertebrata und ihres Kopfes liegt also hinter dem, erst sekundär entstandenen Vorderkopfe, an der Basis des Kopfes, und ist durch die Hypophyse bezeichnet.

Die zweite Frage betreffend, stellt Hatschek den (für Cranioten wie Acranier gültigen) Satz auf: Die dorsale Medullarplatte, als primitive Anlage des Medullarrohres, reicht bis an das äußerste Vorderende des Körpers. — Daß beim fertigen *Amphioxus* die Chorda das Vorderende des Medullarrohres nach vorn überragt, ist, nach Ausweis der durch Hatschek bekannt gewordenen Entwickelungsgeschichte, ein sekundärer Zustand, welcher bei der Larve zunächst nicht gegeben ist, und hängt, wie auch Goette (in seinem Lehrbuche der Zoologie, p. 340 und 341) hervorhebt, mit der limikolen Lebensweise des Tieres zusammen.

Das primitive Vorderende des Medullarorganes ist gleich dem primitiven Vorderende der Medullarplatte und wird vom Autor als Basilarecke nebst Basilarlippe gekennzeichnet.

Nach Hatschek sind zwei vordere Neuropori zu unterscheiden: ein angularer Neuroporus, welcher später dem Kupffer'schen Processus neuroporicus entspricht, und z. B. Kupffer allein bekannt gewesen ist, und ein terminaler Neuroporus, welcher jenseits des angularen, d. h. weiter nach vorn als dieser, gelegen ist, und zwar in der Region der späteren Lamina terminalis und des Recessus opticus, d. h. am äußersten vorderen Ende der terminalen Medullarnaht, insbesondere der frontalen Naht von His, welche, von His (1893) gegen Kupffer aufgestellt, von Hatschek bestätigt, auch von mir, in drei entsprechenden Serien von Kaninchen-

embryonen, gesehen wird[1]. Bei *Petromyzon* schließt sich, im Gegensatze zu den Gnathostomen, der angulare Neuroporus sehr früh, während der terminale sich länger erhält und deutlich ausgeprägt ist.

Kupffer (1893, 1906) hat nun bekanntlich das Vorderende der Hirnachse, und damit das Vorderende des Medullarrohres selbst, in den Neuroporus (und zwar in den ihm allein bekannten Neuroporus angularis) verlegt, und viele neuere Autoren sind ihm darin gefolgt, obgleich schon Baer (1828) dafür, viel richtiger, die Gegend des Infundibulums angegeben hat. Hatschek nimmt gründlich Stellung gegen Kupffer; er hebt, mit Recht, hervor, daß die beiden Neuropori der Medullarnaht, und daher noch der Dorsallinie des Medullarrohres angehören, also nicht als Vorderende der Hirnachse und des Medullarrohres betrachtet werden können. Im einzelnen sagt er etwa folgendes: Der terminale Neuroporus, wie er bei *Petromyzon* sich findet, ist der vorderste Punkt des primitiven Hirndaches. Das vordere Ende der primitiven Hirnbasis dagegen ist die auf dem Medianschnitte als Vorderende des Hirnbodens scharf ausgeprägte „Basilarecke" des Medullarrohres, welche, von großer morphologischer Bedeutung, der Stelle des späteren Recessus infundibuli entspricht; sie wird überragt von der kurzen Basilarlippe; und da erst über dieser, und zwar unmittelbar über ihr, der terminale Neuroporus folgt, so stellt diese Basilarlippe, auch Vorderwall genannt, die Vorderwand und damit das vordere Ende des Medullarrohres dar. In ihr, im Vorderwalle, muß daher auch die Hirnachse, „die primitive Lichtungsachse des Medullarrohres", welche beim *Amphioxus*, dem natürlich auch schon der Vorderwall zukommt, noch gerade verläuft, enden. Die Dachachse dagegen muß ihr vorderes Ende am vorderen Rande des terminalen Neuroporus haben, die Bodenachse in der Basilarecke und die der Lichtungsachse parallelen Achsen der seitlichen Medullarplatten natürlich wieder in dem Vorderwall.

Mit dieser Bestimmung des Vorderendes der Hirnachse scheint mir Hatschek durchaus die Ansicht Goette's zu bestätigen, welcher, in seinem Unkenwerke, als Erster eine genaue Bestimmung des fraglichen Punktes versucht und begründet hat. Das Ergebnis geht aus folgenden Worten (p. 311) hervor: „Die Hirnachse läuft anfangs nicht, wie man nach v. Baer annehmen könnte, im Trichter als dem zugespitzten Hirnende, sondern schon lange bevor ein zugespitzter Trichter besteht, an der eigentlichen Schlußseite des Hirns oder seiner späteren anatomischen Basis aus, und zwar in deren Mitte, wo in der Folge die Sehnervenplatte entsteht." Die Goette'sche Schlußseite des Hirns dürfte wohl Hatschek's Vorderwall oder Basilarlippe entsprechen. Goette's Angaben und Ansichten sind in neuerer Zeit von F. Fuchs (1908), auf Grund von Untersuchungen an *Petromyzon* und Anuren, unter eingehender Diskutierung des Kupffer'schen Standpunktes und seiner unhaltbaren Folgen für die Frage der Hirnbeuge u. s. f., durchaus bestätigt worden[2]. Auch ich schließe mich, auf Grund eigener Untersuchungen vor allem an *Rana*, aber auch *Petromyzon*, Goette an und betrachte, bei jungen Embryonen, besonders die als Chiasmawulst sehr bald kenntlich werdende Stelle als diejenige, auf welcher die Hirnachse endigt.

Die Lamina terminalis oder sekundäre Vorderwand des Hirns der Cranioten gehört, nach Hatschek, dem ursprünglichen Hirndache an.

Die dritte Arbeit (1910) befaßt sich mit einem *Petromyzon*-Stadium von 18 Ursegmenten (1 mandibulares und 17 postmandibulare), in welchem die erste Kiementasche deutlich auftritt, eine Anlage der Ohrbläschen aber noch vollständig fehlt.

Die zwei wesentlichsten Punkte der Arbeit sind: der Versuch des Nachweises, daß es bei *Petromyzon* echte Ursegmente, wie beim *Amphioxus*, gibt, sowie eine eingehende Erörterung und Begründung des Begriffes „Akromerit" auf Grund der Tatsachen.

Zum ersten Punkt: Hatschek gibt an, daß die paarigen Mesodermstränge einer vollkommenen

---

[1] Das Gebiet der frontalen Naht erstreckt sich, nach His, vom Recessus infundibuli bis zum Angulus terminalis.

[2] Ganz genau genommen ist es der Recessus opticus, in welchem nach Goette und F. Fuchs die Hirnachse endigt. Auch His ist dieser Ansicht (1893, Verhandl. der anatom. Gesellsch. p. 98).

Segmentierung unterliegen, welche nicht nur den episomatischen, sondern auch den hyposomatischen Anteil betrifft, und demnach zur Bildung echter Ursegmente führt, gleich denjenigen des *Amphioxus*; eine Angabe, welche der bestimmten Darlegung Goette's (1890), daß die Quergliederung des Mesoderms sich auf die medialen Abschnitte (Mesomeren) beschränke, die lateralen Abschnitte (Seitenplatten) also ungegliedert blieben, direkt entgegengesetzt ist.

Im übrigen liefert gerade *Petromyzon* eine klare Anschauung über die Art, wie die Reihe der Mesodermsegmente sich bis gegen das vorderste Körperende fortsetzt. In dieser Hinsicht tritt Hatschek vor allem Koltzoff entgegen, welcher die Entstehung der von ihm den Prämandibular- und Mandibularhöhlen der Selachier verglichenen Embryonalgebilde, d. h. seines prämandibularen und mandibularen Somites, so beschreibt, daß sie beweisen soll, es seien jene Gebilde als zwei aufeinanderfolgende Segmente zu betrachten. Die betreffenden Angaben Koltzoff's seien nämlich irrtümlich: die der Prämandibular- und Mandibularhöhle entsprechenden Gebilde entstehen bei *Petromyzon* nicht als gesonderte, aufeinanderfolgende Segmente, sondern als Teile einer einheitlichen Anlage, welche auf dem der Arbeit zugrunde liegenden Stadium allein vorhanden ist und erst später sich in zwei Teile sondert, jedoch so, daß sich ein dorsales (episomatisches) und ein ventrales (hyposomatisches) Teilstück ergibt, nicht etwa so, daß sich zwei der Längsachse nach hintereinanderliegende Abschnitte bilden. Dies ist für die Beurteilung der beiden Gebilde maßgebend.

Des näheren sagt Hatschek folgendes darüber: Das mandibulare Mesoderm reicht nach hinten etwas über den durch die Chordaknickung (Isthmusknickung) bezeichneten Punkt hinaus, wird hier, im hyposomatischen Teile, von der (intersegmental gelegenen) ersten Kiementasche begrenzt, und erstreckt sich nach vorn längs der beiden ersten Hirnbläschen bis an das morphologische Vorderende des Embryos. Es erscheint noch als eine faltenartige Ausstülpung des Urdarmes und steht mit demselben noch in Zusammenhang, wenn die Ursegmente bereits gesondert und soweit differenziert sind, daß ihre parachordalen Myoblasten bereits durch die ganze Länge der einzelnen Segmente sich erstrecken. Die Falte ist im hinteren Abschnitte am mächtigsten entwickelt, läuft nach vorne zu ganz allmählich und solide werdend aus, hier eine Verdickung des Entodermdaches darstellend. Die Längenausdehnung des mandibularen Mesoderms ist also viel bedeutender als diejenige der einzelnen postmandibularen Mesodermsegmente, und auch größer als die doppelte Länge eines Segmentes, also als die Längen zweier Segmente zusammen. Hatschek hält danach die Darstellung und Ansicht Koltzoff's für irrig, daß an dem vordersten Darmwinkel taschenförmige Ausstülpungen zu finden seien, welche in ihrer Gänze ein vorderstes mesodermales Segmentpaar liefern sollten; vielmehr stellen, nach ihm, die am Dache des vordersten Darmwinkels sich findenden paarigen Zellstreifen nichts anderes dar, als die vordersten Ausläufer des mandibularen Mesoderms, welche sich nicht in der Form eines besonderen vorderen Segmentpaares abgliedern, sondern sich zunächst nur als vorderste Ausläufer des sich isolierenden episomatischen Abschnittes des mandibularen Mesoderms verhalten. Das Ganze stellt also das Mandibularsegment dar und dieses zerfällt später in einen episomatischen und einen hyposomatischen Anteil. „Die Autoren benennen den ersteren als ‚Prämandibularhöhlen', den letzteren als ‚Mandibularhöhlen'; wir selbst werden jenen aber als ‚mandibulares Episomit', diesen als Mandibularbogen oder ‚mandibulares Hyposomit' benennen[1]."

Der schon früher für *Amphioxus* aufgestellte Begriff „Akromerit", als einen Körperabschnitt bezeichnend, welcher, vor den typischen Metameren gelegen, einen vordersten Teil des Medullarrohres (Akro-Neuromerit), des episomatischen und hyposomatischen Mesoderms (Akro-Episomit und Akro-Hyposomit), der Chorda und, in der Anlage, auch noch einen Darmabschnitt umfaßt, wird nunmehr, auf Grund der Befunde an *Petromyzon*, auf die Cranioten, und zwar auf die entsprechende Embryonalstufe, übertragen. Danach machen folgende Teile des Embryos zusammen das Akromerit aus: vom Mesoderm das Mandibularsegment, vom Medullarrohre das erste und zweite Hirnbläschen (das Archencephalon Kupffer's), vom Kiemendarm der vor der ersten

[1] Morpholog. Jahrb. Bd. 40. p. 493.

Kiementasche gelegene Abschnitt (so daß die vordere Wand der Kiementasche noch zum Akromerit gehört), der vorderste, vor der Kopfbeuge gelegene Abschnitt der Chorda dorsalis (welche „bei den Cranioten im Akromerit nur bis an (oder bei *Petromyzon* etwas über) die vordere Grenze des zweiten Hirnbläschens“ reicht).

Soweit die Arbeiten Hatschek's. Das Mitgeteilte genügt wohl, den tiefen Gegensatz zwischen Hatschek und Koltzoff, welche beide an *Petromyzon* ihre Ansichten gewonnen haben, darzutun.

Überblicken wir alles, so kann man wohl unter den neueren Arbeiten zwei Reihen unterscheiden: die eine ist bestrebt, die ursprüngliche durchgehende Segmentierung des ganzen Kopfes zu erweisen, die andere nimmt am vorderen Körperende einen unsegmentierten (Froriep) oder doch mindestens von den typischen Metameren abweichend gebauten (Hatschek) Abschnitt als eine wesentliche Grundlage des Kopfes an.

Die letzte Auffassung erscheint mir, nach den ontogenetischen Tatsachen, am besten begründet und richtig. Es ist aber doch fraglich, ob und inwieweit im einzelnen die Ansichten der hierher gehörigen Autoren miteinander übereinstimmen; ob sich z. B., um konkret zu werden, Hatschek's Akromerit mit Froriep's präspinalem Kopfabschnitte deckt; was, soweit ich, nach den bisher vorliegenden, auf die Selachier nicht bezug nehmenden Arbeiten Hatschek's, urteile, nicht der Fall ist. — Auch scheint mir die Frage der regressiven Vorgänge im Bereiche der kaudalen Kiementaschen und ihrer Bedeutung, auf welche bekanntlich Gegenbaur so großes Gewicht legt, von Froriep's und Hatschek's Standpunkte aus nicht in gleichem Sinne beantwortbar zu sein; wie mir überhaupt gerade Froriep's Anschauung, daß der präspinale Kopfabschnitt in seinem Mesoderm die Grundlage des gesamten Schlundtaschen- und Visceralbogengebietes abgäbe und somit sich ontogenetisch durchaus nur progressiv erwiese, doch gewissen Schwierigkeiten bei Beantwortung dieser Frage zu begegnen scheint. Indessen: hierauf sei jetzt nicht weiter eingegangen, wo es mir nur darauf ankommt, am Leitfaden der Literatur nachzuweisen, wie wenig noch das Problem der Kephalogenese einer einheitlichen Auffassung oder gar endgültigen Lösung entgegengeführt ist. Denn nicht nur in den Grundfragen, wie sich aus dem Mitgeteilten ergibt, herrscht noch lebhaftester Widerstreit der Meinungen, sondern auch mehr untergeordnete und scheinbar längst sicher beantwortete Dinge begegnen, in neueren Untersuchungen, plötzlich Zweifeln; so z. B. die auf van Wijhe zurückgehenden Angaben über den Ursprung der Augenmuskeln, nach welchen die Prämandibularhöhle die vom Oculomotorius versorgte Muskulatur, die Mandibularhöhle den Obliquus oculi superior, die Postmandibularhöhle (das dritte Somit van Wijhe's) den Rectus externus liefern soll; Angaben, welchen entgegen Marcus neuerdings (1910), an Hypogeophis, zur Vermutung gelangt ist, daß der Obliquus oculi superior von der Prämandibularhöhle (aus ihrer Seitenplatte), die Oculomotoriusmuskulatur von der Mandibularhöhle abzuleiten, und demgemäß auch der Trochlearis vor den Oculomotorius zu stellen sei. — Nebenbei sei bemerkt, daß Marcus, im Gegensatz zu Rabl und Froriep, die Urwirbelnatur der vordersten Somite van Wijhe's, insbesondere der Prämandibular- und Mandibularhöhlen, für erwiesen hält; daß er im übrigen zu Froriep's und Hatschek's Anschauungen hinneigt; jedoch verändert er Hatschek's Begriff „Akromerit“: wenn ich ihn recht verstehe, möchte er das Gebiet der beiden ersten als Urwirbel gedeuteten Gebilde, also der Prämandibular- und Mandibularhöhlen, des, wegen seiner Größe, als Protoneuromer unterschiedenen ersten Enkephalomers und der beiden ersten Kiementaschen (welche er für primitiver hält als die folgenden), zum Akromerit zusammenfassen. Die Frage, ob die Akromerite sämtlicher Chordaten einander homolog seien, wird offen gelassen, dagegen als durchgehende Gesetzmäßigkeit angenommen, „daß ein vorderster, palingenetischer, wenig oder gar nicht segmentierter Abschnitt vorhanden ist, aus dem sich ein jüngerer segmentierter Kopf-Rumpfabschnitt ableiten läßt.“ So sei, meint Marcus, das Problem des Wirbeltierkopfes auf ein viel allgemeineres, nämlich dasjenige der Segmentation, zurückgeführt. „In der phylogenetischen Reihe entwickeln sich aus unsegmentierten Organismen metamer gegliederte und ein offenbar analoger Prozeß spielt sich in der Ontogenese ab. Es muß der Versuch gemacht werden, aus dem palingenetischen Akromeriten den übrigen Körper abzuleiten.“ (1910. p. 454.)

Ich glaube nicht, daß man dem letzten Postulate von Marcus wird zustimmen können, und habe es auch nur deswegen hier angeführt, um an einem weiteren Beispiele zu zeigen, wie unsicher noch zurzeit die Frage nach der gegenseitigen Stellung von Kopf und Rumpf ist und wie weit entfernt noch von einer zufriedenstellenden Lösung.

Diese Sachlage rechtfertigt, neben dem oben schon hervorgehobenen Punkte, daß, wie auch die Beantwortung der Frage nach dem metameren Aufbau des Urkopfes — welches ja immer noch eine Hauptfrage des Kopfproblems ist — ausfallen möge, dieselbe doch, abgesehen von der Hinterhauptsgegend, nie mehr von Einfluß sein kann auf die Frage nach der Phylogenese des Kopfskelettes in dem Sinne, daß aus einer früher einmal etwan vorhanden gewesenen Metamerie des Kopfes auch auf eine ehemalige Metamerie des Schädels, insbesondere des Ur- oder Primordialschädels, zu schließen sei oder gar geschlossen werden müsse — ich sage: diese ganze Sachlage rechtfertigt doch wohl meine schon oben ausgesprochene Forderung, die beiden Probleme der Phylogenese des Kopfes und des Schädels, also Kephalogenese und Kraniogenese, zunächst vollständig voneinander zu trennen und getrennt zu behandeln. Daraus würden meines Erachtens beide Probleme nur gewinnen können, und sie dürften dann, vor allem durch die vergleichende Ontogenie, soweit es überhaupt möglich ist, gelöst werden.

Diese Trennung müßte auch in der Bezeichnungsweise zur Geltung kommen, indem man scharf unterschiede zwischen Kopf und Schädel, Kopfentstehung und Schädelentstehung, Kephalogenese und Kraniogenese. Dies geschieht nämlich in der Literatur bisher nicht; und daher ist es oft nicht leicht, die Darstellung eines diesbezüglichen Autors richtig zu verstehen. Mindestens kann es immer zu Verwechselungen und Verwirrung führen. —

So sagt z. B. Veit (1911), die „Quintessenz" der Froriep'schen Anschauungen über die Kephalogenese, welchen er sich im allgemeinen anschließt und welche er weiter auszubauen und zu entwickeln versucht, zusammenfassend: „In dem primär außerordentlich kleinen präspinalen Bezirk entwickeln sich Kiemenspalten und Kopfsinnesorgane und als deren Folge vergrößert sich hier das Centralnervensystem zum Gehirn. Dieser präspinale Bezirk wächst dabei rostral- und caudalwärts aus, er vernichtet den Mesoblast und die Nerven des rostralen spinalen Bezirkes und vereinigt sich mit Resten dieser und mit der erhalten gebliebenen Chorda zum Palaeocranium." Palaiokephale müßte es heißen, nicht Palaeocranium; beide sind doch nicht identisch, und Veit spricht hier von der Genese des Kopfes, nicht des Schädels.

Oder Froriep, dessen Arbeiten für das Kopfproblem, insbesondere für die Kenntnis der Ontogenese des Kopfes bei Selachierembryonen, grundlegend sind, selbst: In seinem Vortrage in Halle (1902) sagt er, die Bedeutung des präspinalen Kopfabschnittes erörternd, (p. 43) u. a.: „In dem frühen Stadium D ist dieser Visceralbogenabschnitt noch minimal. Wenn wir uns vergegenwärtigen, daß dieser, der präspinale Abschnitt, im Hinblick auf die spätere Gestaltung den eigentlichen Kopfbezirk darstellt (denn der spinale Abschnitt ist ja nichts weiter als ein Stück Wirbelsäule), dann haben wir hier ein wahres Acranierstadium vor uns: das ganze Tier ist Wirbelsäule." Rumpf müßte es m. E. heißen statt Wirbelsäule, und Akephalenstadium statt Acranierstadium[1].

Oder C. K. Hoffmann: Wenn er, in seiner Abhandlung über die Entwickelungsgeschichte des Selachierkopfes (1894), in welcher im wesentlichen von der Segmentation des Kopfes die Rede ist, nachdem er die Somitnatur der ersten van Wijhe'schen Somite (1—4) gegen Rabl verteidigt hat, nun plötzlich sagt: „Die Untersuchungen über die Entwickelung des Selachierkopfes," sagt Rabl, „haben die Hoffnungen, die man auf sie setzte, nicht erfüllt." „Ich komme zu einem anderen Resultate. Ich finde, daß die von Gegenbaur auf vergleichend-anatomischen Untersuchungen der Selachier so scharfsinnig gegründete Wirbeltheorie

[1] Freilich: ein Akephalenstadium wäre das Stadium D der *Torpedo*-Embryonen auch nicht mehr ganz: denn der präspinale Kopfabschnitt ist immerhin doch schon vorhanden, wenngleich noch äußerst klein.

des Schädels durch die Entwickelungsgeschichte dieser Tiere vollauf bestätigt ist und daß sie durch die Kritik des Herrn Prof. Rabl in nichts erschüttert ist." Wer das Vorhergehende gelesen hat, wird erstaunt fragen, wie kommt plötzlich Gegenbaur's Wirbeltheorie des Schädels hierher? Was hat dieselbe hier zu tun, wo es sich um die Segmentation oder den metameren Aufbau des Kopfes, insbesondere um die Frage der Urwirbelnatur auch der vorderen van Wijhe'schen Kopfsomite handelt? Hier sind Kopfproblem und Schädelproblem vollständig durcheinandergeworfen; gerade wie wenn sie identisch wären. Daran ändert nichts die gelegentliche, im Vorhergehenden stehende Bemerkung, daß die vier letzten (caudalen) Kopfurwirbel, also 6—10, welche Hoffmann, mit Gegenbaur, als kainogenetische Bestandteile des Kopfes auffaßt, vier Sclerotome bilden, aus welchen knorpelige Wirbeln entstehen, welche später, in craniocaudaler Richtung, mit dem (übrigen) Schädel (Kopf sagt Hoffmann!) verwachsen, so daß also der caudale Teil der Parachordalia, also ihr Occipitalteil, tatsächlich als aus vier Wirbelteilen, und zwar Wirbelkörpern, hervorgegangen erwiesen ist, gleichwie der entsprechende Teil des Schädeldaches aus den zugehörigen vier Neuralbögen; — ich sage: diese, mehr nebenbei gemachte Angabe ändert nichts an dem Grundzuge der Arbeit als eines Beitrages zur Frage der Kopfmetamerie, aber nicht zu Gegenbaur's Wirbeltheorie des Primordialcraniums, und widerlegt nicht meine Behauptung von der gänzlich unmotivierten Durcheinanderwerfung von Kopf- und Schädelproblem.

Und solcher und ähnlicher Beispiele ließen sich viele anführen.

Kephale und Kranium, Kopf und Schädel, Palaiokephale und Palaeocranium, Neokephale und Neocranium sollten also, auf alle Fälle, in jeder Hinsicht, scharf voneinander unterschieden werden[1]. Denn, wie dargetan, was für die Phylogenese des Kopfes gilt, gilt nicht ohne weiteres, in mancher Hinsicht überhaupt nicht für diejenige des Schädels. — So ist z. B. daraus, daß die Parachordalia, wie Froriep für Selachier *(Torpedo)* angibt (1902, Anat. Anz.), in ganzer Länge in einem Bezirke entstehen, in welchem früher Urwirbel vorhanden waren, also in Froriep's spinalem Kopfabschnitte, durchaus nicht zu schließen, daß auch die Parachordalia einstmals gegliedert gewesen und also aus Skelettmetameren hervorgegangen seien, wie man dies vielleicht nach Froriep's Worten, daß die Parachordalia in ganzer Ausdehnung spinaler Herkunft sind, annehmen möchte. Denn jene Urwirbelgliederung ist ontogenetisch, wie Froriep's Befunde lehren, längst zerstört und aufgelöst, ehe die Parachordalia entstehen. Und so war es m. E. auch in der Phylogenese. Es fehlte also die Ursache zur Gliederung des Skelettes. Wir haben hier also: ursprüngliche Gliederung des betreffenden Kopfabschnittes, insbesondere also seines Mesoderms, aber niemals, zu keiner Zeit Gliederung des demselben angehörenden Skelettes.

Wenn ich nunmehr mein eigenes, auf Grund des Studiums der (z. T. ja angeführten) Literatur und meiner eigenen Embryonalserien niedriger Formen, nämlich *Petromyzon*, *Triton* und *Rana*, gewonnenes, vorläufiges Urteil über die Genese von Kopf und Schädel, über das genetische Verhältnis beider zueinander und das Verhältnis zwischen Kopf und Rumpf, bezw. über die Frage der Metamerie des Urkopfes der Cranioten, zusammenfasse, so möge es, indem ich mich dabei im wesentlichen auf die Ontogenie stütze und auf niedrige Formen beziehe, dahin lauten: Vorderkopf und Hinterkopf, deren gegenseitige Unterscheidung bekanntlich durch die Kopfbeuge und die durch diese bedingte Zweiteilung des Kopfes in eine vordere, nach unten (ventralwärts) umgebogene, und eine hintere, die Richtung des Rumpfes fortsetzende Hälfte ermöglicht und veranlaßt wird, sind offenbar großenteils auf ganz verschiedene Weise entstanden.

Der Hinterkopf, caudal von der ersten Kiementasche gelegen, enthält embryonal: ventral einen Teil des Darmrohres, insbesondere den Kiemendarm (auf primitiver Stufe nur einen Teil desselben), durch welchen das (ursprünglich vorhandene) Coelom unterdrückt wird; dorsal: die caudale Hirnhälfte (Kupffer's

---

[1] Vielleicht wäre es zu empfehlen, statt des Wortes Kephale (κεφαλή) das (in dem hier in Rede stehenden Sinne allerdings nur wenig gebräuchliche) Wort Kephalaion (κεφάλαιον) zugrunde zu legen und dann, nach Art von Cranium (aus κρανίον), zu latinisieren; also: Cephalaeum, Palaeocephalaeum, Neocephalaeum zu schreiben.

Deuterencephalon), einen Teil der Chorda dorsalis und echte Myomeren. Es ist also der Hinterkopf, auf frühembryonaler Stufe niedriger Formen, durchaus im wesentlichen dem Rumpfe gleich organisiert, also metamer gebaut, d. h. innerlich gegliedert, und kann, in dieser Hinsicht, einfach als Fortsetzung des Rumpfes betrachtet werden. Aus diesem rumpfähnlichen Abschnitte geht nun, durch Umbildung, der definitive Hinterkopf hervor. — Diese Umbildung des vordersten Rumpfabschnittes begann im ventralen Teile, und zwar sehr frühzeitig, mit der Ausbildung des Kiemendarmes, also der Entstehung der Kiementaschen und Kiemenspalten. Die Folgen dieses Vorganges waren: 1. die Unterdrückung des ursprünglich auch hier vorhanden gewesenen Coeloms; 2. die Verwachsung des (Kiemen-)Darmes mit der Leibeswand; und 3. daß die dorsal gelegenen Myomeren nicht, wie sonst im Rumpfe, abwärts (ventralwärts), d. h. hier in die Visceralbögen hinein, wachsen konnten, sondern daran verhindert wurden[1]. Nun entwickelten sich im dorsalen Teile die Ohrblasen und die typischen, zu den hinteren Visceralbögen gehörigen Nerven (Facialis, Glossopharyngeus, Vagus); und durch die Entwickelung der Ohrblasen wurden in deren Bereiche, also, auf höhere Formen bezogen, in der vorderen Hälfte des Hinterkopfes, die Myomeren unterdrückt (bei *Petromyzon* ist, nach Hatschek (1910, p. 490), am Hyoidsegmente, also dem ersten postmandibularen Segmente, sogar noch eine, allerdings vorübergehende und wenig umfangreiche Ausbildung von Myoblasten zu beobachten) und schließlich ganz aufgelöst, so wie es Froriep für Selachierembryonen so anschaulich geschildert hat (1901, 1902). Erst caudal vom Ohre, im Bereiche der späteren Hinterhauptsgegend, also in dem allerhintersten Abschnitte des Hinterkopfes, und damit des Kopfes überhaupt, blieben die Myomeren von der Entfaltung der Sinnesorgane unberührt und konnten sich daher noch weiter erhalten[2].

Der Vorderkopf, nach vorn von der ersten Schlundtasche gelegen, enthält embryonal zunächst nur dorsale Organe, insbesondere die vorderen Hirnteile (Kupffer's Archencephalon) und den vordersten Teil der Chorda dorsalis, daneben, in seinem hintersten, unmittelbar vor der ersten Kiementasche gelegenen Abschnitte wohl noch Myomeren, dagegen nicht in seinem größeren vorderen Abschnitte. Es ist also der Vorderkopf in seinem kleineren caudalen Teile wohl auch noch auf der Grundlage ursprünglich segmental gebaut gewesener Teile entstanden, in seinem größeren vorderen Abschnitte dagegen aus einem von vornherein unsegmentierten Teile. So fasse ich einstweilen das Wesen von Hatschek's Akromerit auf. — Jener vordere, unsegmentierte Teil entsteht nun dadurch, daß die genannten dorsalen Teile, also vor allem die betreffenden Teile des Gehirns mit den Augen, infolge der Kopfbeuge sich abwärts umbiegen, sich vor das primitive Vorderende des Körpers vorschieben und nun dasselbe in zunehmendem Maße überwölben. Ein richtiger intestinaler Teil fehlt ganz, wie überhaupt ein ventraler Abschnitt anfangs fehlt. Es ist der primäre Vorderkopf des Wirbeltierembryos, was uns hiermit vorliegt. Aus diesem primären Vorderkopfe entsteht der sekundäre durch Ausbildung eines ventralen Abschnittes; dies geschieht durch Entfaltung eines Teiles des Visceralapparates, nämlich der beiden Mandibularbögen: indem der Kieferapparat, von hinten und mehr dorsal kommend, sich immer weiter nach vorn vorschiebt, dabei den (infolge der Kopf- und Hirnbeuge ursprünglich hinter den Vorderkopf, ganz auf die Bauchseite verlagerten) Mund in eine mehr oder weniger endständige Lage bringt und die Geruchsorgane vor das Hirn hebt, wird die typische Gestalt des (sekundären) Vorderkopfes, mit dem sekundären Vorderende, hervorgerufen.

Während also der Hinterkopf auf einer bereits vorhandenen Grundlage entstanden und aus einem vorher schon vorhanden gewesenen, rumpfähnlichen, d. h. vor allem innerlich gegliederten, Körperabschnitte, durch Umbildung, wie sie Froriep für Selachierembryonen so eingehend beschrieben hat (1887, 1901, 1902),

---

[1] Ich stelle mich damit einstweilen noch auf den herrschenden Standpunkt, verkenne indessen dabei durchaus nicht die Wichtigkeit der Beobachtungen Greil's (1907) an *Ceratodus*-Embryonen, daß Fortsätze der Myotome der Kopfurwirbeln in die Visceralbögen hineinwachsen und deren Muskulatur liefern. Die Greil'schen Beobachtungen müssen aber erst bestätigt werden.

[2] Zusatz: Aber nicht der ganze Kiemendarm wird bei niedrigen Formen ins Gebiet des Kopfes einbezogen: indem sein caudaler Teil sich über die caudale Grenze der zweifellosen dorsalen Kopfmyomeren ausdehnt, reicht sein hinterer Abschnitt in den Rumpf hinein, und zwar „als echte ursprüngliche Rumpfabschnitte“ (Goette, 1902, p. 346).

hervorgegangen ist, ist der Vorderkopf, wenigstens zum allergrößten Teile, d. h. sein von vornherein unsegmentierter Teil, eine Neubildung, welche sich sekundärerweise dem ursprünglichen, primären Vorderende des Körpers vorgelagert hat, und zwar vor allem infolge der mächtigen Anschwellung und Entfaltung der vorderen Hirnteile und Sinnesorgane.

Dieses, im wesentlichen den Vorgängen der Ontogenese entnommene Bild der Kephalogenese geht, in seinen Anfängen, bis auf K. E. v. Baer zurück, wird vor allem auch von Goette (vergl. 1902, p. 344—346) vertreten und entspricht, soweit ich urteile, im wesentlichen auch den Anschauungen Hatschek's (vergl. 1909, p. 498 ff.); wenigstens was den Vorderkopf betrifft. — Mit Froriep und Hatschek unter den Neueren nehme ich also einen vorderen unsegmentierten Kopfabschnitt an.

Die Frage nach der morphologischen Wertigkeit der Hirnnerven und der Kiefer- und branchialen Muskulatur habe ich, gleichwie die sehr wichtige Frage des Ektomesoderms (im Gegensatze zu dem Endomesoderm), ganz beiseite gelassen, weil es mir nur auf die Formgestaltung und die Gliederung des Mesoderms ankam. — Was speziell die genannte Muskulatur betrifft, so sei wenigstens folgendes hervorgehoben:

Die herrschende Ansicht läßt bekanntlich die Branchialmuskulatur aus den Seitenplatten des Mesoderms entstehen, und sieht in den Kopfmuskeln, mit Ausnahme des Coracohyoideus (Sternohyoideus) und der Muskeln der beiden Augäpfel, umgewandelte Branchialmuskeln. Greil (1907) hat sich nun, nach Untersuchungen an *Ceratodus*, auf einen der herrschenden Lehre grundsätzlich entgegengesetzten Standpunkt gestellt; indem er, im Bereiche der Visceralbögen, eine Muskeln bildende Zone von dem Gebiete der Seitenplatten abgrenzt, sagt er: „Die von dieser muskelbildenden Zone stammende Muskulatur der Branchialbögen s. st. ist also unstreitig als ein Urwirbelderivat aufzufassen, ein Unterschied besteht hinsichtlich ihrer ersten Anlage nur insofern, als der Myotomfortsatz, aus welchem die Muskulatur des vierten Branchialbogens hervorgeht, isoliert an der Außenseite der bereits abgeschnürten und dann sich rückbildenden Seitenplatten herabwächst, während der entsprechende Zellkomplex des ersten Myotomes sich in Verbindung mit den Seitenplatten entwickelt und sich erst bei beginnender histologischer Differenzierung von ihnen sondert. Die Muskulatur des Hyoid- und Mandibularbogens können wir, wenngleich sie in vieler Beziehung mit der Muskulatur der Branchialbögen im engeren Sinne übereinstimmt, doch nicht als ein unmittelbares Urwirbelderivat auffassen, da es in dem Gebiete des Kopfmesoderms, aus welchem sie entstehen, keine Urwirbel gibt. Als ein Seitenplattenderivat kann aber auch diese Muskulatur unmöglich aufgefaßt werden."

Goette andererseits hat schon seit langem die Ansicht ausgesprochen, daß gerade die Kiefermuskeln Abkömmlinge von Myomeren seien, und zwar derjenigen des Vorderkopfes, welche er sich, infolge der Ausbildung der vorderen Sinnesorgane, vor allem der Augen, und der mächtigen Entfaltung und seitlichen Ausladung des Gehirns, in die ventralen Kieferanlagen des Vorderkopfs hinabgedrängt und dann deren besonderen Funktionen angepaßt denkt (1902, p. 344 und 345).

Auch ist hier der Ansicht Gegenbaur's zu gedenken, welche derselbe, auf p. 616 des ersten Bandes seiner vergleichenden Anatomie (1898), über diese Frage ausspricht und welche folgendermaßen lautet: „Wenn wir nun wissen, daß die Seitenplatten am Rumpfe der Cranioten keine Muskulatur hervorgehen lassen, sondern daß der ventrale Teil der ventralen Seitenrumpfmuskulatur den ursprünglich dorsal gelagerten Myomeren entstammt, indem diese dorthin sich fortsetzten, so werden wir das am Kopfe bestehende Verhalten dahin erklären müssen, daß mit den hier zur Sonderung kommenden Seitenplatten Teile der dorsalen Urwirbelanlagen, jene, welche sonst die Myomeren entstehen lassen, zur Verwendung in den Visceralbogen gelangen. Die ventrale Muskulatur der Kopfregion, d. h. die Muskulatur der Visceralbogen, wäre dieser Auffassung gemäß nicht als eine autochthone zu beurteilen, sondern gleichfalls Urwirbelanlagen entstammend, welche aber nicht zur Myomerenbildung gelangen."

So ist also diese Frage noch keineswegs geklärt; weshalb ich sie hier unerörtert lasse.

Was nun das Skelett des Kopfes betrifft, so kann ich mich jetzt ganz kurz fassen: ich habe schon

oben auseinandergesetzt, daß zu der Zeit, in welcher der Schädel, als jüngster Teil des Kopfes, entstand, nirgends im Gebiete des Kopfes mehr die Bedingungen zu einer ursprünglich metameren, d. h. wirbelähnlichen Anlage des Skelettes gegeben waren, ausgenommen die metotische oder Occipitalregion. Ich bin daher überzeugt, daß die nach vorn von der Occipitalregion gelegenen Teile des Primordialschädels, um welchen allein es sich hierbei nur handeln kann, niemals eine wirbelähnliche Gliederung aufgewiesen haben und nicht aufgewiesen haben können, also auch nicht durch Verschmelzung metamerer Teile entstanden sind: alles, was vom Primordialschädel vor der Hinterhauptsgegend liegt, hat genetisch mit Wirbeln nichts zu tun gehabt. Nur in der Hinterhauptsgegend konnte es zur Bildung wirbelähnlicher Skelettstücke kommen (wie es beispielsweise auch Froriep [1887] vertritt), und ist es dazu gekommen; und es hat in erster Linie die vergleichende Entwicklungsgeschichte festzustellen, wie groß die Wirbelähnlichkeit dieser Teile ist und wie viele solcher Teile bei den einzelnen Gruppen die fragliche Gegend zusammensetzen.

Eine weitere für das Kopfproblem wichtige Frage ist, wie wohl schon aus dem Mitgeteilten hervorgeht, diejenige nach der vorderen Ausdehnung der Chorda dorsalis.

Ohne näher auf dieselbe und die darüber vorhandene Literatur einzugehen, will ich nur hervorheben, daß wir wohl allen Grund haben anzunehmen, daß die Chorda ursprünglich sich bis an das primäre Vorderende des Körpers erstreckt, also sich durch die Basis des (primären) Vorderkopfes der ganzen Länge nach hindurchgezogen hat. Goette schon hat es nahezu so dargestellt, in seinem Atlas zur „Unke" (Taf. II, Fig. 36 und 37), für jüngere Embryonen; desgleichen später für *Petromyzon* (vergl. 1890, Taf. I, Fig. 7, 8 und 9). Auch Hatschek hat auf diesen Punkt genau geachtet und bildet von *Petromyzon* Horizontalschnitte durch den Kopf ab (1909, Taf. XXVIII, Fig. 13 und 14), welche zeigen, daß erst ganz in der Nähe des Vorderendes des Embryos, in dem vordersten Winkel des Entodermdaches, welchen Hatschek als Dachecke (= Seessel'sche Tasche) bezeichnet, da wo auch das Mesoderm am längsten mit dem Entoderm in Zusammenhang bleibt, die Chordaanlage, ohne scharfe Abgrenzung, in das Entodermepithel übergeht. Ich selbst kann die Befunde dieser Autoren an *Petromyzon* und *Rana* bestätigen.

Wenn nun auch bei den genannten Formen, wie es Hatschek für *Petromyzon* betont, das primäre Vorderende des Körpers von der Chorda nicht mehr ganz erreicht wird, so dürfen wir doch wohl annehmen, daß dies dereinst der Fall gewesen ist. Das lehrt wohl doch *Amphioxus*. Denn wenn wir hier auch, wie oben schon hervorgehoben, beim fertigen Tiere das Überragtwerden des Medullarrohres durch die Chorda nach vorne zu als einen sekundären Zustand anzusehen haben, verursacht durch die Lebensweise des Tieres, welche eine sekundäre Verlängerung des Kopfteiles der Chorda veranlaßte, um den Kopf zum Einbohren in den Sand befähigt zu machen (zu welcher Rostrumbildung vielleicht noch eine sekundäre Rückbildung des Gehirns begünstigend hinzukam[1]), so bleibt doch beim *Amphioxus*, im Gegensatze zu den Cranioten, kein (wenn auch noch so kleiner) vorderer Teil des Urdarmdaches von der Chordabildung frei. Es erstreckt sich also hier die Chorda bis ans (primäre) Vorderende und überragt zunächst, bei der Larve, auch noch nicht das Vorderende des Medullarrohres. Aus dieser embryologischen Tatsache ist zu schließen, daß die Chorda dorsalis bei den Chordaten überhaupt, höchst wahrscheinlich aber auch bei den Procranioten und vielleicht noch bei den primitiven Cranioten selbst, ursprünglich bis ans primäre Vorderende des Körpers herangereicht habe. Aber schon bei den Embryonen der primitiven jetzt lebenden Cranioten bleibt sie von Anfang an ein klein wenig von demselben zurück und zieht sich dann weiterhin noch mehr und mehr, und schließlich ganz aus dem Vorderkopfe zurück, ohne jegliche Andeutung davon, daß sie dereinst auch nach vorn von der Stelle der Kopfbeuge (Isthmusbeuge) sich erstreckt und, bei den Embryonen, nach abwärts gereicht hat.

[1] Wie Goette (1902. p. 340) hervorhebt, ist das Hirn des *Amphioxus* mit den ihm ursprünglich zukommenden beiden Sinnesorganen stark zurückgebildet gegenüber der Ausbildung, welche es noch in den Ascidienlarven zeigt, so daß also vielleicht an ein gewisses Maß secundärer Reduction zu denken wäre.

Es wird also ein Teil der Chorda, ihr dem Vorderkopfe angehöriges Stück, sehr frühzeitig hinfällig; und dieses hinfällige Stück verhält sich, wenigstens teilweise, auch in histiologischer Hinsicht etwas verschieden von den übrigen Teilen. Froriep beispielsweise hat dies für Selachierembryonen näher beschrieben (1902, p. 35): Während die Chorda caudal von der Stelle der Kopf- und Hirnbeuge, bezw. der Stelle, an welcher die dorsale Wand des Vorderdarmes in stumpfem Winkel ventralwärts umbiegt, die bekannte feine cuticulare Scheide ausscheidet, und ihre Zellen und Zellkerne sich in rostro-caudaler Richtung abplatten, durch welche Vorgänge die Chorda ihre charakteristische Steifheit erhält, unterbleiben diese Differenzierungsvorgänge nach vorne von jener Stelle, d. h. im Vorderkopfe: es entsteht keine cuticulare Scheide, die Zellkerne bleiben rundlich und die Zellen in lockeren Klümpchen aneinandergefügt; es fehlt demnach in diesem hinfälligen, weichen Chordaabschnitte die elastische Steifheit des spezifisch differenzierten, „spinalen“ Abschnittes. Ich selbst kann für *Rana (temporaria)* und *Petromyzon* etwas Ähnliches angeben. Jedoch fällt die Grenze zwischen den beiden histiologisch verschiedenen Abschnitten, wenigstens anfangs, etwas anders aus, indem ich, sowohl bei *Rana* wie bei *Petromyzon*, an ganz jungen Embryonen der betreffenden Stufe, alle Anzeichen der beginnenden charakteristischen histiologischen Differenzierung auch noch eine Strecke weit nach vorn von jener Stelle, der Kopf- und Hirnbeuge oder der dorsalen Ecke des Darmrohres entsprechend, also in dem ersten Teile des nach abwärts (ventralwärts) gerichteten, dem Vorderkopfe angehörigen Abschnittes antreffe. Erst später finde ich, zumal bei *Rana*, das vordere Ende der spezifisch differenzierten Chorda etwa an der von Froriep angegebenen Stelle. — Aus dem Gesagten folgt, daß für frühere Studien jene histiologischen Unterschiede keineswegs mit der Grenze zwischen Vorder- und Hinterkopf zusammenfallen, sondern sich auch die spezifisch differenzierte Chorda noch in das Gebiet des Vorderkopfes hineinerstreckt. Erst später fällt das Vorderende der Chorda überhaupt mit der Grenze der genannten beiden Kopfabschnitte zusammen. — Diese Tatsachen sind um dessentwillen wichtig, weil man vielfach aus der Ausdehnung der Chorda nach vorn auf die ursprüngliche Erstreckung des metameren Aufbaues der primordialen Skeletteile des neuralen Kopfteiles geschlossen hat; was aber nach allem bisher Gesagten unstatthaft ist.

Zum Schlusse dieses Abschnittes noch eine Bemerkung: Wir haben gesehen, daß das Problem des Schädels, in seiner Erforschung, in weitgehendem Maße unabhängig bleibt von derjenigen des Kopfproblemes. Ja, wir dürfen sagen, daß unsere Erkenntnis im Gebiete des Schädelproblemes vielfach weiter gediehen, vor allem auf festere und sicherere Grundlage gestellt ist als im Gebiete des Kopfproblems; dies gilt ganz besonders in der Metameriefrage. Auch diese Tatsache und Sachlage rechtfertigt die Forderung der Trennung beider Probleme.

Kurzer Überblick über die Literatur, welche von der Entwicklung des Kopfes und Kopfskelettes der Schildkröten handelt.

Ich kehre nunmehr zum Kopfskelette zurück, gehe zu dem Kopfskelette unserer Schildkröte über und schicke einige historische Bemerkungen voraus.

Unsere Kenntnis des Kopfskelettes, besonders des Knorpelschädels, ist in neuerer Zeit wesentlich gefördert worden, namentlich seitdem durch Gaupp die Modellierung ganzer embryonaler Cranien, und zwar auf der Höhenstufe des Chondrocraniums, herbeigeführt worden ist. Auf dieser, zum größten Teile durch Gaupp geschaffenen Grundlage ist, in Zusammenhang mit vorausgegangenen und gleichzeitigen Untersuchungen gar mancher Forscher, mit der Zeit eine bereits sehr ansehnliche vergleichende Anatomie fertiger embryonaler Chondrocranien, mit Einschluß der Beziehungen zu den Deckknochen, entstanden.

Daneben erscheint die eigentliche Entwicklungsgeschichte bisher zweifelsohne vernachlässigt. Zwar liegt auch hier, neben älteren, bereits eine Reihe neuerer wichtiger Beiträge vor; allein der Eingeweihte erkennt doch sofort, daß es ganz besonders hier noch viel zu tun und zu arbeiten gibt.

Was nun besonders den Schildkrötenschädel betrifft, so liegen embryologische Untersuchungen darüber nur wenig vor; aus älterer Zeit nur die Untersuchungen und Angaben Rathke's (1848) und Parker's (1880), aus welchen jedoch, wie Gaupp (1906), mit Recht, bemerkt, „ein geschlossenes Bild nicht zu erhalten ist." — Gaupp selbst hat, an der eben erwähnten Stelle, die Angaben der beiden älteren Forscher, durch eigene Beobachtung an *Chelone viridis*, ergänzt.

Ganz neuerdings hat Kunkel (1911) ein Plattenmodell des Chondrocraniums mit Deckknochen von *Emys lutaria* geliefert und kurz beschrieben, und Nick (1912) eine ausführliche Darstellung des Kopfskelettes der *Dermochelys coriacea* gegeben.

Diese letzte Arbeit will eine Lücke ausfüllen, indem sie die bisher noch mangelhafte Kenntnis des Schädels der *Dermochelys*, durch eingehende Untersuchung und Beschreibung, zu fördern sucht. Dabei war ein Eingehen auf den Knorpelschädel unerläßlich, da auch noch bei dem erwachsenen Tiere das Knorpelskelett einen sehr wesentlichen Teil des Kopfskelettes ausmacht. Zu diesem Zwecke hat Nick zwei junge, soeben aus dem Ei gekommene Tiere untersucht. Und um eine Vergleichung mit anderen Schildkröten überhaupt, und den Cheloniiden im besonderen vornehmen zu können, wurde *Chelone midas* und *Chelydra serpentina* ebenfalls zur Untersuchung herangezogen; von dieser der vorzüglich erhaltene, 9 cm lange Kopf eines Exemplares von 23 cm Carapaxlänge, sowie ein reifer Embryo, von jener, u. a., gleichfalls ein reifer Embryo.

Die Arbeit Nick's ist sehr eingehend, so sehr, daß es auf den ersten Blick scheinen möchte, als sei die Darstellung der Schädelverhältnisse einer weiteren Cheloniide überflüssig, weil kaum Neues zutage fördernd. Ich glaube jedoch, auch ganz abgesehen von der persönlichen, individuellen Verknüpfung der Tatsachen untereinander durch den Autor, daß dies nicht der Fall ist.

Nick hat zunächst kein Modell gegeben; und wenn dies in seinen Untersuchungen auch keine wesentliche Lücke bedeutet, so dürfte doch durch die Wiedergabe eines solchen zum mindesten die körperliche Vorstellung der einschlägigen Verhältnisse gefördert werden. — Sodann hat Nick nicht die Genese des Schädels untersucht; was an dem ihm zur Verfügung gestandenen Materiale ja auch nicht möglich gewesen ist. Ich glaube aber, daß durch ein genaues Verfolgen der gesamten Entwicklungsvorgänge nicht nur für das gegenseitige Verhältnis zwischen Knorpelschädel und Deckknochen, sondern auch noch für die einzelnen Teile, sowohl des Knorpelschädels wie der Deckknochen, neue, nicht unwichtige Gesichtspunkte gewonnen werden können. Ich brauche dieserhalb ja nur auf einen Kontroversepunkt zwischen Nick und mir hinzuweisen: auf die Bedeutung und Genese der in der Hypophysengegend gelegenen sogenannten Intertrabecula, deren Bedeutung, wie eben aus unserem Streite hervorgeht, ganz sicherlich nur aus der Genese erkannt werden kann. Im Anschluß an Parker's Darstellung und entgegen einer von mir schon früher (1910), teilweise allerdings nur vermutungsweise, gegebenen Schilderung, hat Nick, auf Grund seiner Erfahrungen, eine Entstehungsweise für dieselbe angenommen, welche nicht zutrifft und daher von mir (1912), nach einer erneuten Prüfung, schon wieder zurückgewiesen worden ist. Die in der Genese der Intertrabecula bis zum fertigen Zustande, vor allem bis nach dem Ablaufe der Verknöcherung, sich abspielenden Vorgänge erweisen sich aber in vergleichend-anatomischer Hinsicht als nicht wenig wichtig; wie später noch dargetan wird. — Schließlich hat Nick *Chelone midas* untersucht; ich dagegen *Ch. imbricata.* Aus der Nick'schen Arbeit geht aber deutlich hervor, und wird auch von Nick selbst, im Hinblicke auf frühere Angaben von mir für *Imbricata*, insbesondere über die Verknöcherung des Basisphenoids und der dabei zutage tretenden starken chondrifugalen Entfaltung der zum Knorpel gehörigen Knochenlamellen, hervorgehoben, daß, in der Ausbildung des Skelettes, mit beträchtlichen artlichen Variationen zu rechnen ist.

Nach alledem dürfte eine eingehende Darstellung der gesamten Entwicklung des Schädels einer weiteren Cheloniide nicht überflüssig sein.

Als Arbeiten, welche die Entwicklung einzelner Abschnitte des Schildkrötenschädels behandeln oder streifen, sind zu nennen: Seydel's Arbeit über die Nasengegend der Land- und Sumpfschildkröten (1896), Noack's Untersuchungen an *Emys europaea* über das Mittelohr und die Columella (Bicolumella) auris (1907), meine Arbeiten über das Munddach und den Gaumen der Schildkröten überhaupt und seiner Entwicklung bei *Emys* und *Chelone* im besonderen (1907, 1911), über die Entwicklung der Bicolumella (des Distelidium) auris bei *Emys* (1907, Verhandl. d. anatom. Ges.), des Hyobranchialskelettes von *Emys* (1907, Anat. Anz.), über das Parasphenoid (1910, Anat. Anz.), schließlich mein Vortrag auf der Anatomenversammlung zu München (1912), Filatoff's Arbeiten über die Anlage des Knorpelschädels bei einigen Wirbeltieren, darunter *Emys* (1906, Anatom. Anz.), und über die Metamerie des Kopfes von *Emys* (1907), Thäter's Arbeit über die Entwicklung des Munddaches von *Chrysemys* (1910), Kunkel's Angaben über ein, vielleicht dem Operculum der Urodelen entsprechendes Gebilde in der embryonalen Ohrkapsel von *Emys* (1912, the Anatomical Record, on a double fenestral structure in *Emys*), Bender's Untersuchungen über die Entwicklung der Columella (Bicolumella) auris bei *Testudo graeca* (1912, Anat. Anz.), wie überhaupt des Visceralskelettes dieser Schildkröte (1912, Abhandl. der kgl. bayer. Akademie der Wissensch.).

Nachtrag: Während der Abfassung und Niederschrift dieser Arbeit und nachdem dieselbe schon großenteils fertiggestellt war, erschienen, bezw. gelangten in meine Hände dann noch folgende Arbeiten: 1. Kunkel, The development of the Skull of *Emys lutaria* (Journal of Morphology, Vol. 23, 1912), in welcher die Entwicklungsgeschichte des *Emys*-Schädels eingehender beschrieben und vergleichend behandelt und verwertet wird. — 2. Dohrer's Untersuchungen über die Metamorphose der Mundrachenwand der *Chelydra serpentina* (1912, Morpholog. Jahrbuch, Bd. 44). — 3. Thäter's Artikel: der Einspruch von H. Fuchs (Morphol. Jahrbuch, Bd. 44). — Ich hebe dieses erst nachträgliche Bekanntwerden mit der Arbeit namentlich für Kunkel's erwähnte Schrift hervor, weil es mir unter den gegebenen Umständen nicht mehr möglich gewesen ist, die Arbeit so eingehend zu berücksichtigen, wie ich es gerne gewollt und sonst auch getan hätte, z. B. in dem Maße, wie ich Nick's Arbeit berücksichtigt habe. Vielfach habe ich nur nachträglich Kunkel's Angaben oder Anschauungen in mein Manuskript eintragen können.

Über den Gang und die Gliederung der Darstellung.

Ich beschreibe zunächst das fertige, d. h. auf der Höhe seiner knorpeligen Ausbildung stehende Primordial- oder Chondrocranium und die dazu gehörigen Deckknochen, und lasse dann die Darstellung der Entwicklung derselben folgen. Ich halte, auf Grund der Erfahrungen in meinen Vorlesungen über vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte, es für das beste und richtig, zuerst den fertigen Zustand darzustellen und dann erst dessen Entwicklungsgeschichte; also zuerst den komplizierten fertigen Zustand kennen zu lehren und dann erst zu fragen und die Frage zu beantworten, wie entsteht nun jener komplizierte fertige Zustand. — In der Benennungsweise werde ich mich im allgemeinen an die von Gaupp, namentlich in seiner Arbeit über das Chondrocranium der *Lacerta agilis* (1900), eingeführte Nomenklatur anschließen.

Im einzelnen gliedere ich meine Darstellung in drei Teile: im ersten werde ich im wesentlichen nur das primordiale Neurocranium und das Primordialskelett des Kieferbogens (Palatopterygoquadratum + Mandibulare s. Cartilago Merkelii) auf der Höhe ihrer knorpeligen Entwicklung, sowie die weiteren Schicksale dieser Teile besprechen; in einem zweiten Teile das Hyobranchialskelett, die Deckknochen und der letzteren Entwicklung; in einem dritten Teile die Entwicklung des gesamten Primordialcraniums (primordiales Neurocranium + Visceralskelett).

Die vorliegende Arbeit enthält also, soweit das Skelett in Betracht kommt, im wesentlichen nur die Darstellung des primordialen Neurocraniums und des Primordialskelettes des Kieferbogens auf der Höhe ihrer knorpeligen Entwicklung und der weiteren Schicksale derselben.

In allen drei Teilen soll die vergleichende Betrachtung in weitgehendem Maße zu ihrem Rechte kommen.

Das ist nur möglich unter eingehender Berücksichtigung der Weichteile. So enthält denn auch die vorliegende Arbeit, neben der vollständigen Beschreibung der epithelialen Nasenhöhle der *Chelone imbricata*, mehr oder weniger zahlreiche Angaben über Gefäße, Nerven und Muskeln.

Das primordiale Neurocranium und Primordialskelett des Mandibularbogens auf der Höhe der knorpeligen Entwicklungsstufe und ihr weiteres Schicksal.

Der Knorpelschädel der *Chelone imbricata* hat eigentlich einen Höhepunkt seiner knorpeligen Entwicklungsstufe im strengen Sinne des Wortes gar nicht; denn wann die letzten Teile desselben in knorpeliger Ausbildung erscheinen, ist an anderen schon die Verknöcherung, wenigstens die perichondrale, in Vorbereitung und Gang. Dies betrifft ungefähr Embryonen oder Tiere um die Zeit des Ausschlüpfens aus dem Ei. Von dieser Stufe stand mir eine, von mir selbst angefertigte Serie zur Verfügung; den halbierten Kopf hatte ich schon fertig eingebettet erhalten; demselben waren keine weiteren Größenangaben beigefügt, sondern nur die Bezeichnung: soeben ausgeschlüpft. Die Länge des Kopfes habe ich, durch das Paraffin hindurch, so gut es ging, auf etwa 1,7—1,8 cm, in gerader Richtung von der Schnauzenspitze bis zu dem scharf abgesetzten Anfange des Halses gemessen, bestimmt. Diesen Embryo werde ich in der folgenden Darstellung viel und immer heranziehen unter den Bezeichnungen: ausgeschlüpftes Tier, ausgeschlüpfter Embryo, soeben ausgeschlüpftes Tier, reifer Fetus.

Die meisten Teile des Knorpelschädels sind schon auf wesentlich jüngerer Embryonalstufe voll entwickelt. Von der besten in Betracht kommenden Stufe stand mir nur ein Exemplar zur Verfügung, und zwar ein, in Zusammenhang mit dem cranialen Teile des Halses, bereits abgetrennter, isolierter Kopf, dessen Größe ich durch eine Linie vom Mittelhirnhöcker zur Schnauzenspitze (Msl) bestimmt habe, und zwar betrug dieselbe 15,5 mm (also Msl = 15,5 mm). Maße des Carapax u. s. f. kann ich nicht angeben.

Um eine gute körperliche Vorstellung von den einschlägigen Verhältnissen zu bekommen, habe ich, bei 25facher Vergrößerung, ein Wachsplattenmodell des Schädels (Primordialskelett und Deckknochen) der soeben genannten Stufe angefertigt. Dasselbe ist in mehreren Stellungen und Ansichten von mir gezeichnet und auf den Tafeln nach diesen Zeichnungen dargestellt worden. Dieser Embryo bildet die Hauptgrundlage des beschreibenden Teiles der folgenden Darstellung.

Neben diesen zwei älteren Stufen besitze ich so viel Serien jüngerer *Imbricata*-Embryonen, daß mir für fast alle Fragen geschlossene Entwicklungsreihen der einzelnen Teile des Skelettes vorliegen.

Vom erwachsenen Tiere hatte ich nur einen einzigen Schädel zur Verfügung. Seine Benützung verdanke ich Prof. Döderlein. Der Schädel hat eine größte Länge von etwa 17 cm (in gerader Linie gemessen) und stammt von einem Tiere aus Tres Marias. An demselben ist leider aller Knorpel wegmaceriert. Sonst ist er aber sehr schön und gut erhalten.

Außer diesem Materiale konnte ich aus meiner eigenen embryologischen Sammlung eine geschlossene Entwicklungsreihe von *Emys lutaria (europaea)* und mehrere Serien von *Podocnemis*-Embryonen zur Vergleichung heranziehen; ferner eine größere Anzahl fertiger Schädel von *Chelone midas* in ganz verschiedenen Größen, über welche jeweils das einzelne im Texte angegeben wird.

Das embryonale Material von *Chelone imbricata* stammt aus Voeltzkow's Sammlung. Ich bin Herrn Prof. Voeltzkow zu großem Danke verpflichtet und sehr verbunden dafür, daß er mir sein Material zur Verfügung gestellt und so ermöglicht hat, meine Untersuchungen vorzunehmen.

Noch darf ich bemerken, daß fast alle Zeichnungen von mir selbst angefertigt worden sind; nur einige ganz wenige hat der hiesige Universitätszeichner Kretz hergestellt.

Ich schicke nun zunächst eine allgemeine Betrachtung des primordialen Neurocraniums und der Pterygopalatoquadratspange, und zwar an der Hand des Modelles vom Schädel des Embryos mit 15,5 mm Msl, nebst

einigen dazu gehörigen vergleichend-anatomischen Bemerkungen voraus und gehe dann zur speziellen Beschreibung und Darstellung der einzelnen Teile über, wobei ich gegebenen Falles der Beschreibung auch gleich die vergleichende Betrachtung anschließe.

a) Allgemeine Betrachtung des primordialen Neurocraniums und der Pterygopalatoquadratspange, nebst einigen vergleichend-anatomischen Bemerkungen.

(Vergl. Fig. 1, 2 und 3 auf Taf. 1—3.)

Überblickt man das primordiale Neurocranium und die Pterygopalatoquadratspange (Palatoquadratbogen) als Ganzes, so fallen vor allem folgende Punkte auf:

1. Das primordiale Neurocranium weist ein gut entwickeltes Septum interorbitale auf, ist also typisch tropidobasisch (kielbasisch, Gaupp), und besitzt damit nicht nur Reptilcharakter, sondern typischen Amniotencharakter; denn alle lebenden Amnioten haben von zu Hause aus, d. h. ursprünglich, ein Septum interorbitale[1]; selbst die Säuger, deren Primordialschädel Gaupp zuerst als tropidobasisch erkannt hat (1900, Anat. Hefte, Bd. 15, p. 552 ff.) und für welchen das Vorhandensein eines typischen Septum interorbitale durch E. Fischer (in: Untersuchungen an *Talpa*, *Macacus*, *Semnopithecus* und *Tarsius spectrum*, 1901, 1902, 1903 und 1905), Gaupp (an *Echidna*, bei welcher jedoch das ganze Septum interorbitale als in die Nasenhöhle eingeschlossen zu betrachten ist, 1908), Voit (am Kaninchen, 1909), Mead (am Schwein, 1909) und Olmstead (am Hunde, 1911) nachgewiesen ist. Ich selbst sehe es auch an Embryonen von *Erinaceus* (sehr schön namentlich auf prochondraler Stufe) und *Didelphys* gut ausgebildet[1].

2. Der Knorpelschädel (bezw. Neurocranium und Palatoquadratum zusammen) erscheint zwar verhältnismäßig kurz, aber dennoch langgestreckt, weil niedrig und wenig breit. Die Regio ethmoidalis ist auffallend schmal, erscheint wie von beiden Seiten her zusammengedrückt und so mehr in dorsoventraler, also in der Höhenrichtung entfaltet; in dem caudalen Abschnitte dagegen laden gewisse Teile, namentlich in der Ohrgegend, stärker seitlich aus und werden hierin noch durch die mächtig entwickelten Partes quadratae der Palatoquadrata unterstützt. So erinnert die ganze Form des Knorpeloberschädels an einen Keil, dessen Schneide in der Regio ethmoidalis zu suchen wäre (Fig. 2 und 3, Taf. 2 u, 3). Und wenn die Nasenkapsel auch wesentlich breiter ist als das caudalwärts sich anschließende Septum interorbitale, so wird dies doch ausgeglichen: teilweise durch das Vorhandensein der Plana supraseptalia im Bereiche des genannten Septums und deren caudalwärts sich steigernde seitliche Verbreiterung, vor allem aber durch eine starke Zuschärfung der Nasenkapsel selbst nach vorn zu, welche die Folge ist einer rostrumartigen Verlängerung der vorderen Nasalwand und des Nasenseptums, in welch letzteres das Rostrum rückwärts unmittelbar übergeht, so in der Hauptsache als Fortsetzung desselben erscheinend (Fig. 5, Taf. 6). Diese Keilform zeigt auch der fertige Schädel, an welchem sie durch die Anordnung der Deckknochen und vor allem der Hornscheiden der Kiefer, besonders des Oberkiefers, unterstützt wird. Gerade bei *Imbricata* erscheint diese Form, im fertigen Zustande, ausgeprägter als bei den anderen Meerschildkröten, vor allem mehr als bei *Midas*, indem bei dieser der Knochenschädel verhältnismäßig hoch, breit und plump ist, während er bei *Imbricata* schmal, namentlich vorn stark von den Seiten her zusammengedrückt, niedrig und auffallend langgestreckt erscheint. Offenbar steht diese Form, vor allem aber die Bildung des Rostrums am Knorpelschädel, mit der Lebensweise des Tieres in Zusammenhang, vor allem mit dem Wasserleben und der dadurch bedingten Fortbewegungsart, nämlich durch Schwimmen. Die Meerschildkröten (Chelo-

[1] Bei *Echidna* und auch bei *Talpa* ist, nach den Untersuchungen der genannten Autoren, das Interorbitalseptum vollständig in die Nasenkapsel einbezogen worden; beim Kaninchen ist dieses, nach Voit, wenigstens großenteils der Fall. Daneben aber besteht ein freier Abschnitt des Septums als wirkliche interorbitale Scheidewand. Am ausgeprägtesten ist es bei *Tarsius*, bei welchem Fischer noch ein längeres Interorbitalseptum gefunden hat; was wohl mit der Größe der Augen des *Tarsius* zusammenhängt und somit einen Beweis liefert für die Abhängigkeit der Größe des Septums von der Größe der Augen.

niiden) sind, wie Brehm (1883, p. 72, 87 und 88) hervorhebt, insgesamt vorzügliche Schwimmer; ganz besonders aber die Karette. Es ist leicht ersichtlich, daß für dieses Wasserleben und das Schwimmen die angegebene Schädelform nur von Nutzen sein kann, und sehr lehrreich, daß diese Form schon am embryonalen Schädel zur Geltung kommt. Besonders das Rostrum ethmoidale des Knorpelschädels dürfte als unmittelbar unter dem Einflusse der Bewegungsart des Tieres entstanden aufzufassen sein, wie wir es ja auch mit dem Rostrum der Selachier zu tun gewohnt sind.

Auch die Lage der beiden Fenestrae narinae des Knorpelschädels gehört hierher (Fig. 1 Taf. 1 und Fig. 5, Taf. 6). Die vorderen Nasenlöcher liegen nämlich nicht ausgesprochen an der vorderen Wand der Nasenkapsel, sondern mehr an der vorderen seitlich oberen Ecke, da, wo laterale, obere und vordere Wand der Nasenkapsel zusammenstoßen, und schauen schräg nach vorn, seitlich und oben, nicht, wie bei anderen Formen, direkt nach vorn oder gar nach unten. Darin darf gewiß auch eine Anpassung an das Wasserleben erblickt werden; denn eine nach oben gerichtete Lage pflegen wir auch sonst bei wasserlebenden, lungenatmenden Tieren zu finden; ich erinnere nur an die Krokodile, bei welchen freilich diese charakteristische Lage viel stärker ausgeprägt ist. Diese Lage ist wohl zu erklären aus der Gewohnheit solcher Tiere, häufig derart zu schwimmen, daß sich der ganze Körper dicht unter der Wasseroberfläche befindet und nur die Rückenseite des Kopfes oder gar nur die Schnauze aus dem Wasser herausschaut. Daß dann die genannte Lage der vorderen Nasenlöcher beim Atmen von Vorteil ist, leuchtet ohne weiteres ein. Allerdings muß ich hinzufügen, daß ich für die Seeschildkröten eine bestimmte Angabe, wie vorhin genannt zu schwimmen, bisher nicht gefunden habe.

Am macerierten knöchernen Schädel des erwachsenen Tieres, an welchem der Knorpel ganz zerstört ist, kommt jene Lage der Nasenlöcher nicht zur Geltung: hier schaut die einheitliche Nasenöffnung (entsprechend der Apertura piriformis der menschlichen Anatomie) unmittelbar nach vorn und erscheint auch nicht nach oben zu zurückgelagert.

Einen etwas anderen Eindruck erhält man schon, wenn man den Kopf nicht macerierter Tiere untersucht. Durch die Güte des Prof. Döderlein hatte ich Gelegenheit, zwei Exemplare der hiesigen zoologischen Sammlung mir genauer anzusehen[1]. Ich habe dabei folgendes festgestellt: Der Schnabel erscheint stark von den Seiten her komprimiert, nach vorn zu immer schmäler werdend. Die dadurch entstehende vordere, etwas abgestumpfte Kante ist ziemlich hoch. Über ihr liegen, seitlich von der Medianlinie, die beiden Nasenlöcher; und so schließt sich an den zugeschärften Rand des Oberschnabels (des Keils) unmittelbar nach oben an der zwischen den Nasenlöchern frei zutage tretende Teil des Nasenseptums, die Kante des Keils so nach oben hin fortsetzend und ergänzend. Dem frei zutage tretenden Teile des Nasenseptums liegt aber, nach Ausweis meines Modelles, am Chondrocranium des Fetus das genannte Rostrum zugrunde; wobei ich allerdings nichts darüber sagen kann, wie weit dieses Rostrum beim fertigen Tiere erhalten bleibt. Die Nasenlöcher liegen ziemlich hoch oben, da, wo der vordere Schnabelrand in die charakteristisch gebogene Oberseite des Kopfes übergeht, d. h. am oberen Rande der vorn sehr hohen Hornscheide des Oberschnabels. Sie schauen aber in der Hauptsache nach vorn, zugleich etwas schräg seitlich und auch ein wenig nach oben. Sehr ausgesprochen ist also die fürs Wasserleben oft so charakteristische Lage der vorderen Nasenlöcher beim fertigen Tiere nicht und kommt jedenfalls auch weniger zur Geltung als am reifen Knorpelschädel des Fetus. Immerhin ist die Eigentümlichkeit der Lage auch beim erwachsenen Tiere nicht zu verkennen, zumal wenn man andere Schildkröten, welche nicht Meeresbewohner sind, daneben hält, wie z. B. *Testudo* und *Emys*, bei welchen, im fertigen Zustande, die vorderen Nasenlöcher ausgesprochen nach vorn gelagert erscheinen und auch unmittelbar nach vorn schauen; wie dies übrigens auch für die Feten dieser Tiere, wenigstens der *Emys*, aus Kunkel's Darstellungen

[1] Das eine Exemplar war ausgestopft, das andere ein Spiritusexemplar. Beide waren noch jüngere Tiere, indem die Carapaxlänge des ersten 28, des zweiten 19 cm betrug, nach Boulenger (1889) aber die Länge des Schildes im erwachsenen Tiere 85 cm erreicht.

und Abbildungen hervorgeht (Anat. Anz. 1911, Bd. 39). Am Knorpelschädel des *Emys*-Fetus gibt es auch kein Rostrum. Dagegen dürfte ein solches bei *Chelone midas*, in dem von Parker (1880) und Nick (1912) beschriebenen Pränasalknorpel („Prenasal cartilage"), gegeben sein, allerdings, wie es, besonders nach den Abbildungen Nick's (Taf. 12 Fig. 71 und 72) scheint, in geringerer Entwicklung und teilweise vielleicht auch in anderen Beziehungen zum übrigen Skelette der Nasenkapsel als bei *Imbricata*.

3. Der prächordale Abschnitt des primordialen Neurocraniums ist, im Verhältnis zum chordalen, kurz zu nennen; was Kunkel auch für *Emys* hervorhebt. Diese Tatsache fällt beispielsweise im Vergleiche mit den Sauriern ohne weiteres auf. Bei *Lacerta*, dargestellt durch das Gaupp'sche, von Ziegler in Freiburg reproduzierte Modell, beträgt, gemessen von der Crista sellaris aus, die Länge des chordalen Schädelabschnittes etwa $9\frac{1}{2}$, des prächordalen 24 cm. An meinem *Chelone*-Modell stellen sich die gleichen Maße auf 9 und $16\frac{1}{2}$ cm. Das ist also unter allen Umständen ein ganz anderes Verhältnis[1].

Eine Teilerscheinung dieser Tatsache ist die relative Kürze, wie überhaupt geringe Mächtigkeit des Septum interorbitale[2]. Und dieser Tatsache schließt sich weiterhin, ergänzend, an das Verhalten der Schädelhöhle im Bereiche des Septums. Nämlich: Das Cavum cranii erstreckt sich in relativ (d. h. beispielsweise im Vergleich mit den Sauriern, *Lacerta*) breiter Entfaltung bis ziemlich nahe an die Regio ethmoidalis heran (s. Fig. 2, Taf. 2), viel mehr als bei den Formen mit stärker entwickeltem, längerem und höherem Septum. So reicht bei *Chelone imbricata* das eigentliche Cavum cranii mit einem relativ noch sehr geräumigen Teile, in welchem die Riechlappen der Großhirn-Hemisphären liegen, bis nahezu in den Bereich der Commissurae (Cartilagines) sphenoethmoidales (Fig. 2, Taf. 2), und erst von hier an wird es dann allmählich, für die nur noch kurze Strecke bis zur Nasenkapsel, zu dem wirklich engen Kanale für die Tractus olfactorii; bei *Lacerta* dagegen bleibt das eigentliche Cavum cranii viel weiter von der Nasenkapsel caudalwärts zurück und entfernt.

Ebenso ist zu bemerken, daß das Septum interorbitale im *Chelone*-Fetus relativ geringe Höhe zeigt.

In allen diesen Verhältnissen, in der relativen Kürze des prächordalen Abschnittes des Neurocraniums, in dem erwähnten Verhalten des Cavum cranii, d. h. seiner relativ weiten Ausdehnung nach vorn gegen die Regio ethmoidalis hin, in der relativen Kürze und relativ geringen Höhe, also überhaupt relativen Kleinheit des Septum interorbitale, wird man hier bei den Schildkröten, insbesondere *Chelone*, ein diesen Verhältnissen entsprechendes primitives Merkmal innerhalb der Amniotengruppe zu erblicken haben, welches, kurz gesagt, darin besteht, daß der tropidobasische Charakter des Knorpelschädels, wenngleich deutlich ausgesprochen und ganz typisch entwickelt, doch auf einer noch etwas niedrigeren Stufe der Ausprägung und Entwicklung als bei anderen Reptilien stehengeblieben ist. Wie gesagt: ich halte dies hier für entsprechend primitiv; aus folgenden Gründen. Alles spricht dafür, und ich habe es auch, gerade für *Chelone*, embryologisch nachgewiesen (1912, Verhandl. der anat. Gesellsch.), daß der tropidobasische Schädel der Amnioten (wie überhaupt wohl auch sonst in der Vertebratenreihe) aus einem homalo- oder platybasischen Schädel hervorgegangen ist. Das Septum interorbitale wäre also eine sekundäre Bildung, und zwar, wie ich gezeigt habe, im wesentlichen eine, nicht auf die Trabeculae und die primordialen Seitenwände des platybasischen Typus zurückzuführende Neubildung, für deren Entstehung, als bewirkende Ursache, eine außerordentliche Vergrößerung der Augäpfel anzusehen ist; wie dies auch Gaupp (1900, Anatom. Hefte) und Goette (1902) ausgesprochen haben[3]. Da die rezenten Amphibien samt und sonders einen plattbasischen Schädel besitzen, und dies zweifelsohne auch bei den Stegocephalen der Fall gewesen ist, so ist anzunehmen, daß die kielbasische Schädelform der Amnioten erst von diesen selbst, bezw. von ihren unmittelbaren Vorfahren, erworben worden ist. Und da wird man sich vorzustellen haben, daß die, jene Veränderung der Schädelform bewirkende Vergrößerung der Augen und damit die

---

[1] auch wenn man beachtet, daß Gaupp's Modell bei 50facher, das meinige bei 25facher Vergrößerung hergestellt wurde.

[2] An Gaupp's Modell von *Lacerta* ist das Septum etwa $12\frac{1}{2}$ cm lang, an dem meinigen von *Chelone imbricata* etwa $8-8\frac{1}{2}$ cm.

[3] Daneben macht Gaupp noch auf einen anderen Punkt aufmerksam, nämlich die Lage der Augen.

Ausbildung des Septum interorbitale und der tropidobasischen Form des Schädels nur ganz allmählich vor sich gegangen ist, so wie es ähnlich ja heute noch die Ontogenese der *Chelone* zeigt (vergl. meine früheren Angaben darüber, in: Verhandl. der anat. Gesellsch. 1912); nicht etwa plötzlich; so daß also das Septum interorbitale aus kleinen Anfängen herauswuchs und das Cavum cranii allmählich nach oben und hinten verdrängt wurde; welches ebenfalls, wenigstens teilweise, heute noch aus der Ontogenese abzulesen ist. Daher dürfte ein verhältnismäßig wenig stark entwickeltes Interorbitalseptum bei sonst im allgemeinen tief stehenden Amniotenformen, wie es die Schildkröten doch zweifelsohne sind (sagt doch schon Huxley: „Die Schildkröten sind diejenigen Reptilien, welche sich am meisten den Amphibien nähern" 1873, p. 169), als ein entsprechend primitives Merkmal anzusehen sein, dahingegen ein stark entwickeltes und auffallend großes Septum, wie dasjenige mancher anderer Formen, beispielsweise der Saurier und vor allem der Vögel, als extremes Endglied der Entwicklungsreihe. Und nicht etwa wird man jenes geringer entwickelte und weniger mächtige Septum als, durch Reduktion, aus einem noch stärker entwickelten hervorgegangen auffassen dürfen. Solches kommt zwar auch vor und trifft vor allem für das Interorbitalseptum der Säuger zu, welches, selbst verhältnismäßig nur noch undeutlich zutage tretend, zweifellos aus einem etwas stärker entfalteten und klarer zutage getretenen hervorgegangen ist, und zwar dadurch, daß es einmal, durch caudale Ausdehnung und Vergrößerung der Nasenkapsel, mehr oder weniger weit in diese einbezogen und so zu einem Teile des Nasenseptums ward (wie es z. B. Gaupp für *Echidna* als erfolgt, allerdings in ganz extremem Maße und in höherem Grade als in der Regel bei den Ditremata erfolgt, nachgewiesen hat), und zweitens, durch sekundäre Ausdehnung der Großhirnhemisphären, vor allem der Stirnlappen, nach vorn zu, von diesen und damit von dem entsprechenden Teile des Schädelraumes überlagert wurde und nun nicht mehr so deutlich zutage treten kann; so daß also bei den Säugern die starke Reduktion des Interorbitalseptums als eine sekundäre Erscheinung anzusehen ist. Für die Schildkröten indessen fallen alle diese Vorgänge und Erwägungen fort; daher es naturgemäß ist, in der relativ geringen Größe ihres Interorbitalseptums und dem entsprechenden Verhalten des Cavum cranii ein entsprechend primitives Merkmal zu erblicken.

Auch in diesem Punkte stehen die Schildkröten den Säugern noch näher als die rezenten Saurier. Denn wenn man auch die Säuger wohl von Formen ableiten muß, welche dermaleinst ein besser ausgeprägtes Septum interorbitale besessen haben, als es die heutigen Mammalia besitzen, so wird man dabei doch nicht an die bezüglich der Interorbitalseptumentwicklung extremen Formen, wie es die Saurier unter den Reptilien doch wohl sind, denken können, sondern an Formen mit mittlerem Entwicklungsgrade desselben. Vielleicht, ja sogar wahrscheinlich sind dazu selbst die Verhältnisse der heutigen Schildkröten, wenigstens so viel bis jetzt über diesen Punkt bekannt geworden ist, schon zu weit gediehen. Dabei ist allerdings zu bemerken, daß die lebenden Schildkröten in dem fraglichen Punkte offenbar nicht alle gleich weit entwickelt sind; namentlich was das Verhalten der den Alae orbitales entsprechenden (Gaupp) Plana supraseptalia und den von diesen eingeschlossenen Teil des Cavum cranii cerebralis anbelangt. So finde ich, bei einer Vergleichung des *Emys*-Modelles von Kunkel mit meinem *Chelone*-Modell, daß bei *Emys* die Plana supraseptalia offenbar relativ weiter auseinanderstehen, vor allem aber vorn näher an die Nasenkapsel heranreichen und dementsprechend das Interorbitalseptum weiter überlagern als bei *Chelone*. Daß, falls es wirklich so ist, *Emys* in diesem Punkte tiefer steht als *Chelone*, beweisen wohl die Verhältnisse der *Hatteria*, bei welcher, wie aus Schauinsland's Untersuchungen (1900) hervorgeht, das Planum supraseptale, und zwar in kaum verschmälerter Breite, nach vorn bis zur Fenestra olfactoria der Nasenkapsel reicht und mit letzterer verschmilzt, fast ohne Dazwischentreten einer eigentlichen Commissura sphenoethmoidalis. Damit nimmt *Hatteria*, unter den lebenden Reptilien (soweit bis jetzt bekannt), den tiefsten Zustand ein und erinnert zugleich lebhaft an das Verhalten der Säuger, was schon Gaupp hervorgehoben hat (1908, Monographie des *Echidna*-Schädels, p. 702 und 703). Von einem solchen Zustande aus, wie ihn *Hatteria* besitzt, dürften sich, durch Reduktion gewisser Teile der Plana supra-

septalia und damit verbundener stärkerer Ausbildung der Cartilagines (Commissurae) sphenoethmoidales, als welche mithin aus den vorderen, früher breiter gewesenen Teilen der Plana supraseptalia hervorgegangen sind (Gaupp), Verhältnisse wie in *Emys* und *Chelone* (nach meinem Modelle), und dann, durch Fortschreiten des genannten Prozesses, solche wie in den Sauriern (vergl. Gaupp's *Lacerta*-Modell) ausgebildet haben (vergl. darüber auch Gaupp, a. a. O.). — Nach Nick (1912, p. 127) werden in *Dermochelys* und der erwachsenen *Chelone midas* die Plana supraseptalia zu einer breiten Spange, welche von dem in das Septum nasi übergehenden Septum interorbitale abbiegt, und, nach oben und vorn herumziehend, mit dem Tectum nasi verschmilzt. Nach der Darstellung des Autors bin ich mir nicht ganz klar geworden, ob die betreffenden Verhältnisse denjenigen der *Hatteria* oder denjenigen der *Lacerta*, zwischen welchen nicht scharf unterschieden wird, näher stehen; nach seinen Abbildungen (Taf. 3, Fig. 17, *Dermochelys*, und 19, *Chelone midas*) zu urteilen, könnte man meinen, sie näherten sich mehr *Hatteria*, besonders *Dermochelys*, und zwar diese noch viel mehr als *Emys*. Damit wäre zugleich das Verharren auf tiefer Stufe und eine entsprechende Annäherung an die Säugerverhältnisse gegeben. — Jedenfalls trifft man, in dem fraglichen Punkte, auch heute noch bei Schildkröten relativ primitive Verhältnisse an, welche denjenigen der *Hatteria* und der Säuger nicht allzu fern stehen, andererseits aber auch solche, welche vermittelnd zwischen *Hatteria* und die Saurier *(Lacerta)* treten.

Das erscheint mir sicher: Wenn es auch leichter ist, in dem in Rede stehenden Punkte, die Verhältnisse der Mammalia an solche anzuschließen wie sie bei Hatteria gegeben sind, so ist es doch sicherlich auch nicht schwer, sich die Säugerverhältnisse selbst noch von solchen herzuleiten, wie sie bei Schildkröten, und hier besonders an meinem *Chelone*-Modell, vorliegen: denken wir uns die Nasenkapsel weiter caudalwärts reichend, die oben beschriebene geräumige Fortsetzung des Cavum cranii zwischen die Plana supraseptalia noch etwas weiter nach vorn, in die Ethmoidalgegend hinein, ausgedehnt und seitlich erweitert, die Plana supraseptalia selbst seitlich umgelegt und mehr horizontal gestellt, so haben wir im Prinzip das Wesentlichste der Säugerverhältnisse[1]. Vor allem würde nicht nur das Septum interorbitale wesentlich zurücktreten, sondern auch die, bei den angegebenen Vorgängen, entstandene vordere Schädelgrube eine Stufe oder Etage höher liegen als die caudalen Teile des Cavum cranii; ein Punkt, welcher bekanntlich für die Säuger zutrifft und von Gaupp bereits vor längerer Zeit als Stütze der Ansicht angeführt worden ist, daß der rezente Säugerschädel tropidobasisch bezw. aus dem tropidobasischen Schädeltypus hervorgegangen sei (1900, Anat. Hefte, Bd. 15, p. 556).

Die oben gemachten allgemeinen Betrachtungen über die Ursachen, welche die Entstehung eines Interorbitalseptums bewirkt haben, nämlich als durch eine Vergrößerung der Bulbi oculorum bedingt, geben uns, m. E., auch einen Hinweis für die Beantwortung der Frage, welcher Schädeltypus überhaupt, ganz im allgemeinen, der primitive, ursprüngliche, kurz: zuerst entstanden sei: der homalo-(platy-)basische oder der tropidobasische.

Da nämlich die paarigen Augen der Chordaten, wie überhaupt die paarigen Sinnesorgane dieser Tiere, nachweislich und zweifelsohne eine Erwerbung erst innerhalb des Chordatenstammes sind, welches durch die Verhältnisse in den Tunicatenembryonen und in *Amphioxus*, als welchen die paarigen Sinnesorgane ja noch vollständig fehlen, erhärtet wird, so muß man doch wohl annehmen, daß die Erwerbung der paarigen Sinnesorgane, in Sonderheit also, für den vorliegenden Fall, der Augen, so vor sich gegangen ist, daß diese Organe aus kleinen, morphologisch und physiologisch unvollkommenen Anfängen heraus sich allmählich zu größerer Vollkommenheit entfalteten; sie wären also ursprünglich relativ klein gewesen und hätten dementsprechend verhältnismäßig geringen Raum beansprucht. Ist das aber richtig, dann muß der formgestaltende Einfluß der-

---

[1] Dazu käme auch noch die Erwerbung der Lamina cribrosa ossis ethmoidei, welche mit einer Vergrößerung des ursprünglichen Cavum cranii einherging (Gaupp, 1908). Auch Albrecht (1884, p. 22) hatte hier schon (entre la dure-mère et la lame criblée) eine Vergrößerung des Cavum cranii angenommen.

selben auf das werdende Skelett, den Knorpelschädel, zunächst entsprechend gering gewesen sein, insbesondere der Einfluß der Augäpfel auf das Skelett der vorderen Kopfhälfte. Es wird also zunächst nicht zu einer Zusammenschiebung der (hier sicherlich als ursprünglichste und älteste Skelettanlage aufgetretenen) Trabeculae baseos cranii gekommen und dementsprechend die erste Ausbildung des Schädels nach platybasischem Typus erfolgt sein; so wie wir in der Tat noch heute bei den Cyclostomen und den meisten Formen der niedrigsten Euichthyes, der Selachier, den platybasischen Schädeltypus vorfinden, welches nach dem Gesagten sich ohne weiteres erklärt.

Dieser platybasische Schädeltypus hat sich dann ununterbrochen erhalten in der zu den Amphibien führenden Reihe und besteht heute noch bei diesen ungeschmälert fort. Auch den Dipnoern ist er noch eigen.

Aus diesem plattbasischen Amphibienschädel hat sich dann, ausgehend von irgend einer Stelle der Stegocephalen, der tropidobasische Amniotenschädel entwickelt.

Andererseits hat sich, daneben und unabhängig davon, aus dem ursprünglichen, d. h. plattbasischen Fischschädel der tropidobasische Schädel gewisser anderer Fische hervorgebildet, wie bei manchen Selachiern, den Ganoiden und Teleostiern.

Wo also bei Fischen ein tropidobasischer Schädel, mithin ein Septum interorbitale, vorhanden ist, hat dieses genetisch nichts mit dem tropidobasischen Schädel und Septum interorbitale der Amnioten zu tun; namentlich wurzelt nicht der tropidobasische Charakter des Amniotenschädels bereits in der Reihe der Fische und ist nicht, in unmittelbarer Anknüpfung, von einem bereits tropidobasischen Fischschädel aus entstanden. Vielmehr liegt hier, in der Tropidobasie, zwischen den betreffenden Fischen und den Amnioten, eine reine Analogie, eine Konvergenzerscheinung vor, indem sich, genetisch ganz unabhängig voneinander und von ganz verschiedenen Stellen ausgehend, der tropidobasische Amniotenschädel und der tropidobasische Typus des Fischschädels, unter dem Einflusse der Wirkung gleicher oder ähnlicher Ursachen auf ein im wesentlichen gleiches Material, aus dem homalo- oder platybasischen Typus entwickelt haben.

Die Tropidobasie des Amniotenschädels wurzelt also, m. E., nicht in dem tropidobasischen Typus des Fischschädels, sondern im platybasischen Schädel der Amphibien im weiteren Sinne des Wortes, d. h. mit Einschluß der Stegocephalen.

Die hier über die gegenseitige genetische Unabhängigkeit der Tropidobasie bei Fischen und Amnioten vorgetragene Ansicht steht wohl in Übereinstimmung mit einer Bemerkung Gaupp's aus dem Jahre 1900 (Anat. Hefte, Bd. XV, p. 552/53), nach welcher das Vorhandensein eines Interorbitalseptums gleichzeitig bei Sauropsiden und Teleostiern „natürlich nicht als ein Ausdruck einer näheren Verwandtschaft beider“ aufzufassen sei, „sondern nur als ein Zeichen dafür, daß die gleichen formgestaltenden Einflüsse auf das Kopfskelett beider Gruppen ausgeübt wurden“.

Über die Ursprünglichkeit des platy- (homalo-) bezw. tropidobasischen Schädeltypus hat sich Gaupp, in neuerer Zeit (1911, Verhandl. des achten internat. Zoologenkongresses, p. 224), etwa folgendermaßen ausgesprochen: Gaupp hält es nicht für berechtigt, den tropidobasischen Schädeltypus „an sich als den sekundären, abgeänderten, von dem plattbasischen abzuleiten und diesen als den primären zu bezeichnen“; nach ihm spräche „der Umstand, daß ein gewisser Grad von Tropibasie sich auch schon bei manchen Selachiern (Notidaniden), sowie bei Ganoiden findet“, viel mehr dafür, „daß ein leichter Grad von Tropibasie, d. h. ein niedriges Septum interorbitale, als primitiver Ausgangszustand anzunehmen ist, und daß somit auch ganz plattbasische Schädel, wie sie die Amphibien zeigen, nicht als ganz primitive Formen angesehen werden dürfen“. Dem kann ich nicht zustimmen; aus folgenden Gründen. Soweit meine embryologische Erfahrung reicht, deutet die Ontogenese der tropidobasischen Schädel vielfach noch darauf hin, daß dieser Typus aus dem platybasischen Schädeltypus hervorgegangen ist; für *Chelone* insbesondere glaube ich dieses, durch meine früheren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen und Angaben (1912, Verhandl. der anatom. Gesellsch.), sogar unmittelbar bewiesen zu haben,

indem ich, durch Vergleichung mit dem embryonalen und fertigen Schädel des Feuersalamanders, gezeigt habe, daß die frühe Anlage des *Chelone*-Schädels, auf der Blastem- und Vorknorpelstufe, als platybasisch zu bezeichnen ist, und daß erst aus dieser platybasischen Anlage, im weiteren Verlaufe der Entwicklung, durch eine größere Reihe Umwandlungen, der tropidobasische Schädel der älteren Embryonen und des fertigen Tieres hervorgeht. — Die Tatsache, daß schon die Notidaniden, also eine, in manchen Punkten, relativ primitive Gruppe unter den heute lebenden Selachiern, einen gewissen Grad Tropidobasie besitzen, wird m. E. von Gaupp nicht mit Recht zur Stütze seiner Ansicht angeführt. Denn es handelt sich doch immerhin um rezente, vom Ausgangspunkte bereits weit entfernte und nur noch sehr relativ primitive, im Vergleich zu den Cyclostomen jedenfalls nicht mehr primitiv zu nennende Formen. Diese viel, viel tiefer stehenden Cyclostomen aber ermangeln eines Interorbitalseptums und haben einen typisch platybasischen Schädel. Diese Tatsache, im Verein mit den angegebenen embryologischen Beobachtungen und den oben auseinandergesetzten Erwägungen über das Verhalten der Augen im Anfange ihrer Entwicklung im Chordatenstamme und ihren entsprechenden Einfluß auf das werdende Kopfskelett bei den damaligen niedrigen Formen, machen es mir unmöglich, der Gaupp'schen Ansicht zuzustimmen. Ich halte den platybasischen Schädeltypus für ursprünglich und primitiv, den tropidobasischen für sekundär, aus dem platybasischen hervorgegangen.

4. Das Primordialcranium, insbesondere das Neurocranium und die Pterygo-Palatoquadratspange, ist verhältnismäßig vollständig und massiv; viel vollständiger als etwa dasjenige der Saurier, bei welchen, wie das Gaupp'sche Modell von *Lacerta* lehrt, die primordialen Seitenwände der Orbitotemporalregion auf ein weitmaschiges Spangengerüst reduziert sind und die Palatoquadratspange in mehrere, nicht mehr miteinander verbundene einzelne Teile zerlegt ist. Bei *Chelone* (Fig. 1 und 2, Taf. 1 und 2) dagegen ist eine viel geschlossenere Knorpelmasse vorhanden, mit kleineren Öffnungen für die durchtretenden Nerven; die Plana supraseptalia sind verhältnismäßig groß, das Septum interorbitale ist vollständig geschlossen, also ohne Fenster; in der Otical- und Occipitalgegend sind die seitlichen und dorsalen Knorpelmassen gut entwickelt (Taenia oder Lamina marginalis, über dieser noch eine Knorpelspange, Tectum posterius) u. s. f. In diesem Punkte einer vollständigeren Erhaltung des Primordialcraniums schließt sich *Chelone*, gleich den übrigen Schildkröten (s. die betreffende Bemerkung Kunkel's über *Emys*, 1912b, p. 696), mehr an die gleichfalls tiefstehende *Hatteria* an, deren Primordialcranium von Schauinsland (1900) und Howes and Swinnerton (1901) untersucht worden ist, sowie an die Verhältnisse der Krokodile, wie sie uns Parker (1883) kennen lehrt.

Auch in diesem Punkte gibt es unter den Schildkröten große Variationen, indem die Vollständigkeit des Primordialcraniums bei den verschiedenen Formen ganz verschiedene Grade aufweist. So ist sie bei *Emys* offenbar geringer, bei *Dermochelys* größer als bei *Chelone*.

Zum Beispiel: Bei *Emys* fehlt, nach Kunkel's Angaben (1912b, p. 696), die Taenia marginalis, welche bekanntlich die Ohrkapsel mit der Seitenwand der Orbitalregion verbindet; eine Angabe, welche ich für einen älteren *Emys*-Embryo, mit etwa 7,9 mm Msl (Mittelhirnhöckerschnauzenlänge) und mit bereits allen Deckknochen versehen (selbst das rudimentäre Parasphenoid ist schon vorhanden)[1], im allgemeinen bestätigen kann, jedoch mit dem Bemerken, daß ich bei diesem Embryo, in meiner Serie, an der Stelle der Taenie, einige zerstreute, unzusammenhängende kleine Knorpelreste, als letzte Spuren der Taenie, vorfinde. Auch bei vier Embryonen von *Podocnemis*, von etwa $2\frac{1}{2}$ cm größter Länge, bei welchen das Knorpelskelett bereits gut entwickelt ist, vermisse ich in meinen Serien jegliche Andeutung der beiden Taenien.

Bei *Chelone* hingegen ist, auf dem Stadium meines Modelles, eine Taenia marginalis gut entwickelt (Fig. 1 und 2, Taf. 1 und 2). Sie wurzelt, in typischer Weise, dorsal auf dem caudalen Teile der Ohrkapsel, mit diesem homokontinuierlich verbunden, geht caudalwärts in das Tectum posterius, oralwärts in das Solum (Planum)

[1] Der Embryo ist also wohl etwas älter oder wenigstens weiter entwickelt als der von Kunkel modellierte, indem bei letzterem das Parasphenoid, Quadratojugale und Complementare noch fehlen.

supraseptale über, wobei sie vom vorderen Teile des dorsalen Randes der Ohrkapsel, durch eine, nach vorn in die Fenestra prootica auslaufende Fissur, getrennt ist. Da die Taenie hier nicht, wie etwa bei *Lacerta*, rundlich ist, sondern mehr eine in der Höhenrichtung entfaltete Platte darstellt, so wäre sie vielleicht, für den vorliegenden Fall, besser als Lamina marginalis zu bezeichnen. Über ihr befindet sich, wie gesagt, noch eine zweite, rundliche Spange (Fig. 1 und 2, Taf. 1 und 2). Das Nähere und Genauere später.

Nick hat an seinem Material von *Chelydra serpentina*, *Chelone midas* und *Dermochelys* am Schädeldache eine ungleich größere Knorpelmasse gefunden als an meinem Modell zu sehen ist: aus der Occipitalgegend erstreckt sich eine (nach den Arten wechselnd) große Knorpelmasse über die Oticalregion bis in die hintere Orbitalregion. Aus der Darstellung des Autors geht hervor, daß es sich dabei ausnahmslos um Stadien handelt, welche älter sind als das meinem Modelle zugrunde gelegte; insbesondere bei *Chelone midas* handelt es sich um einen bereits reifen Embryo, von 22 mm Kopf- und 46 mm Carapaxlänge. Nick bezeichnet diese gesamte, in Rede stehende Knorpelmasse als Tectum cranii. Ich kann diese Nick'sche Beobachtung bestätigen und ergänzen: das Tectum cranii erreicht erst ziemlich spät die von Nick gefundene große Ausdehnung; auch bei *Chelone imbricata* ist, wie ich im speziellen Teile näher dartun werde, beim reifen Embryo, bezw. beim soeben ausgeschlüpften Tiere, im Bereiche des Tectum cranii eine viel mächtigere Knorpelentfaltung festzustellen als beim jüngeren Embryo. — Am mächtigsten, „in extremster Ausbildung", findet Nick dieses Tectum bei *Dermochelys*, und zwar im erwachsenen Tiere, bei welchem es so mächtig entwickelt ist, daß es das Parietale ganz und das Frontale bis auf eine minimale Fläche von der Umgrenzung des Cavum cranii ausschließt (a. a. O., p. 76). — Auch Nick hebt weiterhin hervor, daß das Chondrocranium ganz im allgemeinen viel einheitlicher und in sich geschlossener ist als bei den Sauriern *(Lacerta)*, daß vor allem die großen Fensterbildungen in den Seitenwänden der Orbitotemporalregion und im Septum interorbitale fehlen.

So darf man also, auf Grund aller neuerer Untersuchungen (Kunkel, Nick, Fuchs), sagen, daß das Primordialcranium der bisher daraufhin geprüften Schildkröten, besonders dasjenige der *Chelydra*, *Chelone* und *Dermochelys*, namentlich auf späteren Stufen, aber auch schon vorher, sehr vollständig und geschlossen ist, viel mehr als es sonst bei Amnioten zu sein pflegt.

Es fragt sich nun: ist dies ein primitives, ursprüngliches Merkmal, oder etwa ein sekundäres, hervorgerufen durch progrediente Entwicklung von einem weniger vollständigen Chondrocranium aus.

Nach Gaupp (1900, Anat. Hefte, Bd. XV, p. 522) „repräsentiert ... das (stark fenestrierte, d. Ref.) Chondrocranium der Lacertilier, phylogenetisch betrachtet, einen Reduktionszustand", obgleich „dieser Zustand seinem Wesen nach gewisse Ähnlichkeiten mit dem embryonalen Zustand eines viel vollständigeren Chondrocraniums, wie es das der Anuren, speziell das des Frosches ist, aufweist"; eine Ansicht, welcher ich mich anschließe. Es wäre danach also das stark gefensterte Chondrocranium der Lacertilier von einem vollständigeren abzuleiten.

Kunkel (1912b, p. 696) äußert sich bezüglich *Emys* folgendermaßen: „The greater strength of the jaws of the adult chelonian and crocodilian seems to be early foreshadowed in the embryo by the greater solidity of the skull, especially in the portions more intimately associated with the jaws." Dies hat auf unsere Frage nicht unmittelbaren Bezug.

Nick kommt bei seinen sehr umsichtigen Erwägungen zu der Ansicht, daß der außerordentliche Knorpelreichtum, namentlich bei *Dermochelys*, nicht etwa ausschließlich auf Erhaltung primitiver Zustände zurückzuführen sei; vielmehr sei, neben solchen primitiven knorpeligen Teilen, eine größere Anzahl Knorpelteile als durch sekundäre Vermehrung des Knorpels im reiferen Alter entstanden anzusehen. Zu letzteren rechnet Nick bei *Dermochelys*, u. a., außer den besonderen, *Dermochelys* eigenen, über der Basalplatte gelegenen Knorpelplatten, den großenteils knorpeligen Condylus occipitalis, die knorpelig bleibende mediale Labyrinthwand, die knorpelige Verbindung von Opisthoticum und Squamosum, die außerordentliche Vollständigkeit des knorpeligen

Septum interorbitale, des knorpeligen Tectum cranii und der Plana supraseptalia beim erwachsenen Tiere; ferner allgemein die verbreitete Tendenz, den embryonalen Knorpel an Stelle von Ersatzknochen zu erhalten. Nick ist geneigt, die Ursache für diesen Knorpelreichtum im Kopfskelette in dem Einflusse des Meerlebens zu suchen, und weist zur Stütze dafür darauf hin, daß auch bei anderen Meeresbewohnern, z. B. den Ichthyosauriern, eine starke Anhäufung von Knorpel gefunden werde.

Ich gehe hier zunächst auf die einzelnen, von Nick aufgestellten Punkte nicht näher ein; schon deswegen nicht, weil ich der Ansicht bin, daß in manchem derselben eine genaue Verfolgung der Entwicklungsgeschichte besseren und sichereren Aufschluß geben wird als allgemeine Erwägungen; eine Ansicht, welche sich auf eigene diesbezügliche embryologische Erfahrung stützt. Ich komme also im entwicklungsgeschichtlichen Teile auf einzelne dieser Punkte zurück. Doch kann ich jetzt schon sagen, daß sich in manchen Punkten wohl eine von Nick abweichende Auffassung ergeben wird, in dem Sinne, daß mir eine sekundäre Vermehrung des Knorpels weniger wahrscheinlich erscheint als das Stehenbleiben auf einer sehr alten, primitiven Stufe; so z. B. bei den Plana supraseptalia und manchen Teilen des Tectum cranii. — Die Plana supraseptalia sind, nach Ausweis des Kunkel'schen Modelles und wie ich auch in meinen eigenen Serien der ältesten Stadien sehe, doch auch bei *Emys* relativ sehr groß und vollständig, wenn auch nicht so vollständig wie bei *Dermochelys* (nach Nick's Abbildungen); jedenfalls vollständiger als an meinem *Chelone*-Modelle, also bei *Chelone* auf jüngerer Stufe. *Emys* ist aber kein Meeresbewohner, und trotzdem hat sie also an der fraglichen Stelle eine auffallend starke Knorpelentfaltung aufzuweisen. Das erscheint mir der Nick'schen Auffassung nicht günstig. — Ferner: Bei *Hatteria*-Embryonen von 4—6 cm größter Länge finde ich (in meinen Serien) die Plana supraseptalia, abgesehen von dem Vorhandensein einer Fenestra epioptica[1], doch auch verhältnismäßig sehr vollständig, viel viel vollständiger als sie bei *Lacerta* sind, und an vielen Stellen an Mächtigkeit kaum hinter *Dermochelys*, nach Nick's Abbildungen zu urteilen, zurückstehend. Dies deutet doch daraufhin, daß größere Vollständigkeit der Plana supraseptalia etwas Ursprüngliches ist. Danach glaube ich nicht, daß es sich bei den Schildkröten, mit ihrer Vollständigkeit der Plana supraseptalia, um etwas Sekundäres handelt, sondern bin geneigt, darin einen sehr alten, primitiven Zustand zu erblicken; wie ich dies später noch näher begründen werde. — Darin hat Nick recht, daß ein Wechselverhältnis zwischen den Ausbildungsgraden der Knorpelmassen und der Deckknochen besteht. Aber gerade für diesen Punkt erwarte ich mir durch die genauere Entwicklungsgeschichte der Deckknochen, wie ich sie zu geben hoffe, sichere Auskunft darüber, was primär und was sekundär sei. Auch in diesem Punkte werden, auf Grund meiner entwicklungsgeschichtlichen Erfahrung, unsere Ansichten öfters auseinandergehen.

Indem ich also für jetzt von allen speziellen, auch den von Nick aufgestellten Punkten absehe, erörtere ich kurz nur ganz im allgemeinen, auf Grund allgemeiner Erwägungen, denen dann späterhin spezielle folgen sollen, die Frage, ob man erwarten darf, in der relativ großen Vollständigkeit des Schildkrötenchondrocraniums ein entsprechend primitives Merkmal erblicken zu können.

Bei Erörterung einer solchen Frage für Quadrupeden muß man stets zwei Punkte sorgfältig auseinanderhalten; nämlich: 1. die Frage, welches der ursprüngliche Zustand des Primordialcraniums überhaupt, zur Zeit seines ersten Auftretens im Stamme der Chordaten, gewesen sein mag; und 2. diejenige, wie wohl das ursprüngliche Verhalten des Primordialcraniums bei den Quadrupeden, bei den ältesten Landwirbeltieren, gewesen ist.

Die erste Frage ist ebenso schwierig, wie die letzte, m. E., verhältnismäßig leicht zu beantworten ist. Indem ich mich aufs Neurocranium beschränke, will ich kurz meine Ansicht darüber aussprechen.

Was die erste Frage anbelangt, so halte ich es durchaus für möglich und wahrscheinlich, daß die ersten Dauerzustände des neuralen Chondrocraniums bei den betreffenden primitiven Chordaten den allbekannten entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen entnommen werden können, bezw. denselben entsprechen; d. h.: ich halte

[1] Welche auch Schauinsland, bei einem Embryo mit 4,5 mm Kopflänge, modelliert hat (1900).

es für sehr wahrscheinlich, daß die allerersten Dauerzustände ausgezeichnet waren durch eine sehr unvollständige Ausbildung und Entfaltung des Knorpels im primordialen Neurocranium, indem, außer der Chorda dorsalis, anfangs vielleicht nur knorpelige Trabeculae und Parachordalia (letztere natürlich ohne Beimischung von Wirbelbestandteilen), also knorpelige Basalteile, vorhanden waren und das ganze Knorpelneurocranium auch des erwachsenen Tieres, also den ersten Dauerzustand und die erste Stufe des neuralen Knorpelschädels, darstellten. Die Tatsache, daß bis in die Reihe der Amnioten hinein ontogenetisch immer und immer wieder zunächst diese Teile am frühesten und mehr oder weniger selbständig auftreten, kann gewiß nur als Stütze dieser Ansicht angeführt werden. — Von diesem Urzustande aus hätte sich dann erst allmählich, durch Verknorpelung des im Anschlusse an die Trabeculae und Parachordalia das Cavum cranii begrenzenden, verdichteten, gewöhnlich als häutiges Primordialcranium bezeichneten Gewebes[1], das bereits vollständigere Chondrocranium der Cyclostomen, und weiterhin das sehr vollständige der Selachier und Knorpelganoiden entwickelt. Die Art und Weise, in welcher der Gang der Verknorpelung, also der allmähliche weitere Aufbau des Knorpelschädels, dabei abgelaufen sein mag, läßt sich allerdings heute noch nicht mit einiger Sicherheit darlegen; vor allem auch nicht die Frage, welche Bedeutung, außer den Trabeculae und Parachordalia, den einzelnen Knorpelzentren, von welchen aus ontogenetisch das Knorpelgewebe sich ausbreitet, zukommt[2]. — Es wären also die teilweise sehr, teilweise wenigstens ziemlich vollständigen Chondrocranien der primitiveren Fischformen, vor allem der Cyclostomen, Selachier, gewisser Ganoiden und Dipnoer, erst das Endprodukt einer längeren phylogenetischen Entwicklungsreihe aus einfacheren Anfängen heraus. Ich verkenne dabei gar nicht, daß diese Ansicht in gewisser Hinsicht rein hypothetisch ist; sie muß es sein, da uns Dauerzustände von ganz unvollständigen primordialen Neurocranien in dem oben angegebenen Sinne und eine Reihe unzweifelhafter Übergangsformen von solchen zu den sehr vollständigen bekannten rezenten Knorpelschädeln nicht erhalten sind; nicht fossil, welches ja nicht möglich gewesen wäre, aber auch nicht lebend. Aber eine gewichtige und sehr schwerwiegende Stütze findet diese Ansicht in den Tatsachen der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, sowie in der Schwierigkeit, sich vorzustellen, daß ein so vollständiges Chondrocranium, wie es beispielsweise dasjenige der Selachier ist, gleich von Anfang an auf einmal entstanden sei. — Die hier vorgetragene Ansicht steht wohl, soweit ich urteile, in Einklang mit Gaupp, wenn er sagt (1900, Anat. Hefte, Bd. XV, p. 534): „Es ist wohl nicht zu weit gegangen, wenn man sagt, daß bis zu den Selachiern sich die phylogenetische Entwicklungskurve des Chondrocraniums in aufsteigender, von den Selachiern an aber der Hauptsache nach in absteigender Richtung bewegt."

Was die zweite Frage betrifft, so hat man wohl von der Tatsache auszugehen, daß das Chondrocranium der Selachier, mancher Ganoiden (Acipenseriden, auch *Lepidosteus*, s. die Untersuchungen Veit's, 1907 und 1911) und selbst Dipnoër (vor allem *Ceratodus*) sehr vollständig ist. Da nun die Vorfahren der Quadrupeden doch mit derartigen Formen irgendwie in phylogenetischem Konnex gestanden haben müssen, so wird man auch für diese, sowie für die ersten Quadrupeden selbst eine gewisse Vollständigkeit des Knorpelschädels anzunehmen haben. Leider ist uns vom Chondrocranium der ältesten und primitivsten Landwirbeltiere, der Branchiosauri unter den Stegocephalen, nicht die Spur erhalten, auch nicht in Form von Ersatzknochen, da dieselben erst später, bei den Lepospondyli und Temnospondyli, beginnen aufzutreten. Aus dem Verhalten der Deckknochen aber, welche so geformt und angeordnet sind, daß sie, trotz der Geschlossenheit ihres Panzers, keine Kapsel für das Gehirn bilden konnten[3], läßt sich entnehmen, daß im wesentlichen dem Knorpelskelette

[1] Ich verstehe unter häutigem Primordialcranium dabei die der Oberfläche des Gehirns benachbarte, offenbar durch den Wachstumsdruck desselben entstandene Zone verdichteten Mesenchyms, in welcher späterhin die Skelettstücke entstehen.

[2] Eingehendere Diskussionen dieser Frage findet man bei Gaupp, in seiner Arbeit über das Chondrocranium der *Lacerta* (1900), sowie in seinem Artikel „Kopfskelett" im O. Hertwig'schen Handbuche der Entwicklungslehre (1905/06). Dort ist auch die einschlägige Literatur angeführt.

[3] Es kommt zunächst weniger auf die Größe und mächtige Entfaltung der Deckknochen an, als auf ihre Anordnung und Lagerung, vor allem auf ihre Beziehungen zum Innenskelette, welche man in primäre und sekundäre zu unterscheiden hat. Erst wenn diese Beziehungen derartig sind, daß die Deckknochen das Innenskelett (ganz oder teilweise) ersetzen können, kann

die Aufgabe zugefallen gewesen war, die gewiß doch vorhanden gewesene Hirnkapsel zu bilden. Demnach dürfte das knorpelige Neurocranium recht vollständig, und, abgesehen von den Verknöcherungen, welche ja noch ganz fehlten, nicht unähnlich demjenigen des jungen Frosches, so wie es Gaupp's Modell von einem 2 cm langen Tiere zeigt, gewesen sein; jedoch höchstwahrscheinlich mit einer noch etwas vollständigeren Decke als bei diesem.

Ich bin also der Ansicht, daß die ältesten Quadrupeden ein sehr vollständiges Knorpelcranium besessen haben, und halte daher ein solches auch bei Quadrupeden im allgemeinen für ein primitives Merkmal.

Was nun besonders die Schildkröten betrifft, so sind sie unter den Reptilien nicht nur eine verhältnismäßig tiefstehende, sondern auch alte Gruppe. Ihre unzweifelhaften bekannten Spuren reichen jetzt schon, über den Keuper hinaus, bis in die Mitte der Trias zurück. Aber sie treten hier schon auf als typische Vertreter ihrer Ordnung. Bedenkt man nun, daß es zweifelsohne sehr langer Zeiträume bedurft hat, bis sich die typische Organisation des Schildkrötenskelettes aus anderen Verhältnissen heraus entwickelt hat, so kommt man zu dem Schlusse, daß die Anfänge der Schildkrötenorganisation bis ins Palaeozoicum zurückreichen müssen, bis zur Wurzel einer der alten uns hier entgegentretenden, wahrscheinlich zu den Theromoren im weiteren Sinne des Wortes gehörenden Gruppe. Von hier aus mögen sie dann ihre eigenen Wege gegangen sein. Jedenfalls aber wird es durch das hohe Alter, welches wir den Anfängen der Schildkrötenentwicklung zulegen müssen, nicht unwahrscheinlich, daß wir, wie sonst, auch am Primordialschädel alte, primitive Merkmale erwarten dürfen; und dazu gehört nun vor allem die (größere oder geringere) Vollständigkeit desselben. So komme ich dazu, in der Tat in der relativen Vollständigkeit des Schildkrötenprimordial — insbesondere Neurocraniums ein entsprechend primitives Merkmal zu erblicken. — Dagegen spricht durchaus nicht die Tatsache, daß diese Vollständigkeit, soweit bekannt, bei den Meeresschildkröten größer ist als bei den Landschildkröten, die Seeschildkröten aber von Land- bezw. Sumpfschildkröten abzuleiten sind. Es handelt sich doch, bei dieser Beobachtung, um rezente Formen; und es steht nichts der Annahme entgegen, daß zur Zeit, als sich die Seeschildkröten von ihren land- und sumpfbewohnenden Vorfahren abzweigten, das Knorpelcranium der Testudinata ganz allgemein noch recht vollständig gewesen sei, und daß diese Vollständigkeit dann die Seebewohner, unter günstigeren Bedingungen, und weil offenbar für sie von Vorteil, beibehielten, während sie bei den jüngeren Landbewohnern allmählich weiter reduziert wurde. Darin bestärkt mich auch meine Ansicht über die Organisation der *Dermochelys*: trotz aller entgegenstehenden Meinungen habe ich mich bisher nicht davon überzeugen können, daß die Athecae die am meisten spezialisierte Gruppe unter den Cheloniiden darstellen; ich halte vieles (natürlich nicht alles) ihrer Organisation für außerordentlich primitiv, was ich im speziellen Teile, auf Grund der Entwickelungsgeschichte, belegen werde [1].

---

letzteres in Reduktion eintreten. Nun sind aber die Beziehungen zwischen Außen- und Innenskelett nicht von allem Anfang an derartig, wenigstens nicht an einem großen Teile des Schädels; vor allem überall da nicht, wo dem (phylogenetisch älteren) Knorpelschädel Muskulatur aufgelagert war. Ich habe darüber schon früher einmal gehandelt und die Sache durch schematische Figuren erläutert (1909, Anatom. Anz. Bd. 35, namentlich p. 117—120), und weiterhin an einem besonderen Beispiele, nämlich demjenigen des Squamosums, und zwar bei *Chelone*, *Hatteria* und Mammalia, namentlich *Ditremata*, das Nähere genetisch dargelegt (1911 in: Zeitschr. f. Morphologie und Anthropologie. Bd. 14. Heft 2, namentlich p. 395—414). Ich verweise zunächst hier auf diese Ausführungen und werde später noch auf die Sache zurückkommen.

[1] Hier sei diesbezüglich nur kurz meine entsprechende Ansicht über die Bedeutung der eigentümlichen Organisation des Panzers der *Dermochelys* (wie überhaupt der sogenannten Athecae und Protostegidae, z. B. *Psephoderma* aus dem Keuper [welche allerdings jetzt vielfach nicht als Schildkröte gelten gelassen und von Broili z. B. (1911) unter die Placodontidae, und damit Sauropterygia, eingereiht wird], *Protostega, Archelon, Protosphargis, Psephophorus* und *Pseudosphargis*) angegeben:

Zunächst schließe ich mich, auf Grund eigener entwicklungsgeschichtlicher Beobachtungen, durchaus der alten, auf Cuvier zurückgehenden, von Rathke (1848), Huxley (1873), Döderlein (1890) angenommenen, aber erst von Goette (1899) ganz besonders und am besten, weil durch sichere embryologische Beobachtungen, gestützten und begründeten Ansicht an, daß in den Neural- und Costalplatten des Carapax keine Hautknochen mit enthalten sind, dieselben vielmehr durchaus nur als Abkömmlinge des Innenskelettes, nämlich der Wirbel und Rippen, zu gelten haben. Eine ganz besondere Stütze für die Richtigkeit dieser Ansicht erblicke ich in Goette's Nachweis, daß die Neural- und Costalplatten durch eine sekundäre starke chondrifugale Entfaltung der perichondralen (Goette sagt periostalen) Knochenlamellen der Wirbel und Rippen, also primärer Knochen, entstehen; und zwar deswegen, weil dies eine Erscheinung ist, welche wir auch sonst bei Schildkröten, wenigstens Seeschildkröten

Ganz allgemein gesprochen bin ich also der Ansicht, daß in der relativen Vollständigkeit und Geschlossenheit des primordialen Neurocraniums der Schildkröten ein entsprechend primitives Merkmal vorliegt, in dem gleichen Sinne, wie wir beispielsweise auch bei *Hatteria* davon sprechen.

(nach den Angaben Gaupp's [1905/06, Hertwig's Handbuch. Bd. 3. Teil 2. p. 790] für *Chelone viridis*, von mir [1910, Anatom. Anz. Bd. 36, p. 85—87] für *Chelone imbricata*, und Nick's [1912] für *Dermochelys*), finden, und zwar am Schädel, wie ich dies a. a. O. (p. 86 und 87) abgebildet habe für das Quadratum, Basioccipitale und die Intertrabecula (damals Taenia intertrabecularis von mir genannt). Wollte man diese Erscheinung am Rumpfskelette, für welches sie Goette ausgezeichnet abgebildet hat (man vergl. z. B. seine Tafelfiguren 22, 23, 27, 28, 29, 30, 31, 34), mit einer phylogenetisch erfolgten Verschmelzung von Hautknochen mit dem Knorpelskelette in Zusammenhang bringen, so müßte man dies logischerweise auch am Schädel tun. Dann aber käme man sofort zu ganz unhaltbaren Annahmen und Vorstellungen: man müßte dann nämlich hier, am Schädel, eine derartige Verschmelzung von Haut- und primären Knochen annehmen an Stellen, an welchen ganz gewiß niemals Hautknochen gelegen haben (man vergl. z. B. meine Abbildung von dem Quadratum a. a. O., p. 87). So bleibe ich denn dabei, daß in den Neural- und Costalplatten nur primäre Knochen enthalten sind, nicht auch Hautknochen.

Die Bedenken, welche neuerdings Ogushi (1911), im Hinblick auf die Erklärung der bekannten, so auffälligen Lage des Schulter- und Beckengürtels, nämlich innerhalb des Panzers, gegen die vorgetragene Ansicht geäußert hat (a. a. O. p. 11—16), weil nämlich, ohne die Annahme der Verschmelzung eines Hautknochenpanzers mit den Rippen und Wirbeln, jene Lage der Gliedmaßengürtel nicht befriedigend erklärt werden könne, welches O. an zwei schematischen Figuren zu erläutern versucht (p. 14), kann ich nicht stichhaltig finden. Ich sehe nicht ein, wie für die Erklärung jener eigentümlichen Lage der Gliedmaßengürtel durch die Annahme einer Verschmelzung von Hautknochen mit den Rippen und Wirbeln zur Bildung der Costal- und Neuralplatten des Carapax etwas Wesentliches gewonnen werden sollte. Nach meiner Ansicht hat man, zur Erklärung der Lage der Gliedmaßengürtel innerhalb des Panzers, von der Tatsache auszugehen, daß Schulter- und Beckengürtel auf embryonaler Stufe zunächst noch außerhalb des Bereiches der Rippen, d. h. nach vorn bezw. nach hinten von der Carapaxanlage, liegen. Dann ist es aber doch nicht schwer, sich vorzustellen, wie es, durch Verschiebungen und Überlagerung durch die dermalen Nuchal- und Pygalplatten, zu der eigentümlichen Lage der Gliedmaßengürtel innerhalb des Panzers kommen konnte und gekommen ist.

Was nun den durch das bekannte Knochenmosaik im Corium gebildeten Hautknochenpanzer der *Dermochelys* betrifft, so kann ich darin, entgegen Baur (1886) und Dollo (1901 und 1903; die letzte Nummer [1903] zit. nach Nick), und zwar auf Grund der Tatsache, daß bei den Stegocephalen und alten Reptilien eine derartige Hautknochenbepanzerung weit verbreitet ist, nur ein uraltes, primitives Merkmal sehen (mit Hay 1898, Goette 1899 und neuerdings auch Nick); und bin ferner der, ebenfalls bereits von Hay und dann Goette, ja eigentlich schon von Baur (1890, p. 182 und 183) ausgesprochenen Ansicht, daß ein derartiger Knochenpanzer primär den Vorfahren aller Schildkröten, insbesondere auch aller Thecophoren und speziell noch aller Landschildkröten, zugekommen ist. Baur's ursprüngliche Ansicht (1886, 1890), „daß der Rückenschild von *Dermochelys* durch Auflösung der Costalplatten einer *Eretmochelys* (d. h. *Chelone imbricata*, d. Ref.) ähnlichen Form in einzelne kleine Täfelchen (also sekundär, d. Ref.) entstanden" sei, eine Vorstellung, welche ebenfalls von der von mir verworfenen Annahme, daß in den Neural- und Costalplatten Hautknochen steckten, sowie davon ausgeht, daß die Ahnen der Athecae diese Hautknochen mit dem inneren Skelette verbunden gehabt hätten, ist schon von Goette zurückgewiesen worden und m. E. überhaupt indiskutabel. Ebensowenig kann ich Baur's Ansicht (1890, p. 183, vergl. auch Case's Angaben darüber, 1897, p. 48), daß die Hautknochentäfelchen der *Dermochelys* Neubildungen, und nicht ein Überbleibsel jener uralten, von Baur selbst ja für die Vorfahren der Schildkröten, in Form von Knochenschuppen, angenommenen (l. c. p. 182 und 183) Hautossifikationen seien, zustimmen; aus dem oben angegebenen Grunde: ich sehe darin Erhaltung und Fortbestehen einer uralten Stufe aus den Zeiten des Anfanges der Schildkrötenentwicklung, und halte in dieser Hinsicht *Dermochelys* für außerordentlich primitiv.

Dieser primäre Hautknochenpanzer muß naturgemäß früher da gewesen sein als der typische Schildkrötenpanzer, vor allem auch früher als die aus den Wirbeln und Rippen gebildeten Teile des Carapax; denn er ist ja nichts anderes als das uralte Hautknochenschuppenkleid der ältesten Quadrupeden. Daraus folgt weiter, daß er zunächst allein vorhanden gewesen ist: er steht also am Anfange der typischen Schildkrötenentwicklung. Wie von hier aus sich der typische Schildkrötenpanzer entwickelt hat, ist m. E., auf Grund der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen Goette's, eigentlich nicht schwer zu verstehen, und von Goette (1899) bereits in den wesentlichen Grundlinien, denen ich durchaus zustimme, angegeben worden. Auch Hay (1898) hat manche treffende hierher gehörige Bemerkung gemacht; doch stimmen wir nicht in allem überein, vor allem nicht bezüglich der Genese der Neuralia und Costalia.

Hay und Goette unterscheiden ein doppeltes Hautskelett: ein oberflächliches und ein tiefes, beide auch bei anderen Formen, sogar gleichzeitig nebeneinander (Caiman, Gastralia + Knochenplatten des Coriums), vorkommend, bei den Schildkröten gegeben in dem Knochenmosaik des Coriums der *Dermochelys* und in den Knochenplatten des Plastrons. Nach Hay sollen sich die beiden Knochenarten dadurch unterscheiden, daß sich die oberflächlich gelegenen Knochen in der Haut, also im Corium, entwickelten, die tiefer gelegenen aber unter der Haut, „in den Fascien". Nach Goette aber liegen auch die tiefen noch im Corium (Goette sagt „Cutis"), und zwar in den tieferen Schichten desselben (l. c. p. 419). Der Ansicht von der Notwendigkeit der Unterscheidung zweier Hautknochenarten schließe ich mich an; die tiefe Schicht war aber bei den Schildkröten niemals über den ganzen Bereich des späteren typischen Panzers verbreitet.

Die Entwicklung des letzteren stelle ich mir nun, im Anschlusse an den oben angegebenen Ausgangszustand mit vollständig entwickeltem oberflächlichem Dermalskelette, folgendermaßen vor: Am Rücken bildeten die Rippen und Neuralbögen der Wirbel allmählich, und zwar ohne Beteiligung irgendwelcher Hautknochen (die tiefen waren nach meiner Ansicht, außer im Be-

5. An dem Palatoquadratum sind, neben der Vollständigkeit der Spange, gegeben in dem Vorhandensein eines typischen Processus pterygopalatinus mit Processus ascendens (Epipterygoid, Columella) und dem ununterbrochenen knorpeligen Zusammenhange derselben untereinander und mit der Pars quadrata

reiche der Nuchalplatte, hier überhaupt nie vorhanden), in der von Goette embryologisch beobachteten Weise, durch Verbreiterung und Zusammenfügung ihrer perichondralen Knochenlamellen, die primordialen Anteile des Carapax, denen sich, am Rande, aus dem oberflächlichen Hautknochenlager Teile, als Marginalia und Pygalia, anfügten, aus dem tiefen Lager die Nuchalplatte (nach Hay, l. c. p. 934, entstammten auch die Marginalia der tiefen Hautknochenschicht). An der Bauchseite entwickelt sich die anfänglich nur wenig entfaltete tiefe Hautknochenschicht allmählich weiter zum typischen, mehr oder weniger geschlossenen Plastron. — Das oberflächliche Hautknochenlager ging im Bereiche des Panzers, soweit es nicht, wie angegeben (Marginalia, Pygalia), verwendet wurde, ganz oder wenigstens großenteils verloren; und nur bei jenen Formen, bei welchen die Bildung eines eigentlichen Carapax ganz oder fast ganz und eines einigermaßen vollständigen Plastrons unterblieb, hat sich dasselbe in vollständigerem Maße erhalten, wie *Psephoderma, Psephophorus, Dermochelys.*

Ich sehe demnach bis jetzt auch in der mehr oder weniger bedeutenden Unvollständigkeit des Carapax und Plastrons der Athecae und Protostegidae (und, daran anschließend, auch noch der Cheloniidae, welche mit jenen, auch nach meiner Ansicht, zusammengehören) nicht unter allen Umständen ein sekundäres, durch entsprechend starke Reduktion entstandenes Merkmal, sondern, wenigstens ganz im allgemeinen, ein entsprechend primitives, aus langer Vorzeit unter den günstigen Bedingungen des Meerlebens mehr oder weniger ausgesprochen erhalten gebliebenes Merkmal; ohne natürlich im Einzelfalle ein gewisses Maß geringerer oder größerer Reduktion leugnen zu wollen, wie ein solches beispielsweise ja zweifelsohne in dem Fehlen des Endoplastrons bei *Dermochelys* gegeben ist.

In dieser Auffassung werde ich bestärkt durch die Art und Weise der ontogenetischen Entwicklung der vollständigeren Panzer; namentlich des Carapax, welche dabei, wie Goette besonders hervorhebt, Stufen durchläuft, wie sie uns in den unvollständigen Rückenschilden der Athecae und Protostegidae als Dauerzustände erhalten sind; sowie durch die Tatsache, daß viele Formen mit vollständig geschlossenem Panzer im reifen Zustande diese Geschlossenheit des Panzers erst spät erreichen. — Auch Rabl sagt dasselbe, mit folgenden Worten (1910, p. 78): „Auch die Entwicklung des Plastrons läßt die Cheloniden als sehr tiefstehende Gruppe erkennen. Das Plastron einer jungen Sumpf- oder Landschildkröte zeigt eine ganz auffallende Ähnlichkeit mit dem einer erwachsenen *Chelonia* oder *Thalassochelys.*"

Danach hätten also, im allgemeinen, die Athecae und Protostegidae in ihren gesamten Panzerverhältnissen entsprechend tiefe Stufen bewahrt. Die jenen nahe verwandten Cheloniiden würden sich dann anreihen und eine entsprechend höhere Stufe einnehmen.

Hier sei kurz angemerkt, daß, nach C. Rabl (1910, p. 83 ff.), auch in der Form und den Verhältnissen des Carpus, *Dermochelys*, neben *Chelone* und *Thalassochelys*, eine außerordentlich tiefe, primitive Stufe einnimmt.

Der hier entwickelten Auffassung scheint nun die Paläontologie zu widersprechen; in der Tat wird gerade von paläontologischer Seite gegen dieselbe bestimmt Stellung genommen.

So weist z. B. Baur (1890, p. 182) darauf hin, daß *Proganochelys* aus dem Keuper von Württemberg, die älteste damals bekannt gewesene Schildkröte, einen vollkommen geschlossenen Rücken- und Bauchschild gehabt habe; demnach seien, auf Grund der Paläontologie, alle Fontanellenbildungen in den Panzern der in jüngeren geologischen Schichten gefundenen Formen als sekundär, als an einem zuvor geschlossen gewesenen Panzer aufgetreten, anzusehen. Andere, z. B. Dollo (1901), sind später Baur gefolgt. Ich kann die Berechtigung dieses paläontologischen Argumentes nicht anerkennen und halte das Angeführte für einen Trugschluß. Denn: die bisherige Paläontologie der Schildkröten, d. h. das bisher bekannt gewordene fossile Material, liefert, in seiner geologischen Schichtenfolge, ganz gewiß noch nicht ein auch nur einigermaßen getreues Abbild der phylogenetischen Entwicklung dieser Tiere. Wenn man erwägt, daß *Proganochelys*, aus dem Keuper, bereits einen vollständig geschlossenen Panzer hatte, daß ein derartiger Panzer aber phylogenetisch niemals von heute auf morgen entstanden sein kann, vielmehr lange Zeiträume einer allmählichen Entwicklung erfordert haben muß; und weiterhin, daß dieses Tier, wie meines Wissens Baur zuerst ausgemacht hat (1888, p. 417—419), eine Pleurodire ist, die Pleurodiren aber in gar manchem Punkte die spezialisiertesten und am höchsten stehenden Formen unter den Schildkröten sind, so kann man aus jener, von Baur angeführten geologischen Tatsache des hohen Alters dieses Tieres, zwar gewiß nicht den Baur'schen, wohl aber den (und nur den) Schluß ziehen, daß die Anfänge der Schildkrötenentwicklung viel, viel weiter zurückreichen müssen als bis zum Keuper, nicht aber, daß von der Organisation der bisher im Keuper gefundenen, also zur Zeit ältesten, wenigen Formen aus die Phylogenese aller übrigen Schildkröten, welche bis heute nur in späteren Schichten gefunden sind, zu beurteilen sei. Andererseits ist aus der Tatsache, daß bisher *Dermochelys* nur bis zum Eocän zurückverfolgt werden konnte, die Protostegidae und ebenso die Cheloniidae nur bis zur oberen Kreide (wobei ich von *Psephoderma*, aus dem Keuper [als ebenso alt wie *Proganochelys*], als nach manchen Autoren unsicher, bezw. keine Schildkröten seiend, absehe), gewiß nicht zu folgern, daß damit heute schon das wirkliche Alter dieser Formen endgültig feststünde: jeden Tag kann sie uns aus älteren Schichten bekannt werden und dementsprechend ihre Organisation als älter und primitiver erscheinen lassen. Das sogenannte geologische Alter sehr vieler Fossilien ist bis jetzt doch etwas zu Relatives und Schwankendes, ganz besonders aber, infolge der notgedrungen bestehenden Lückenhaftigkeit der paläontologischen Reihen, etwas zu Unsicheres, als daß man damit wie mit schon endgültig feststehenden Tatsachen verfahren dürfte. Wir suchen in solchen Fällen daher am besten zunächst einmal nach morphologischen Stufen und dann erst nach geologischen.

Aus ähnlichem Grunde liegt auch in Dollo's Meinung, daß *Dermochelys* auf eine Landform zurückzuführen sei, wir aber bisher keine atheken Landformen kennen, gewiß kein stichhaltiger Einwand gegen die vorgetragene Ansicht. Auch ich

(Fig. 1, Taf. 1), vor allem, im Vergleich zu anderen Reptilien, die außerordentliche Größe der Pars quadrata sowie die Lage des, unter Beihilfe der letzteren gebildeten, Kiefergelenkes weit vorn bemerkenswert. Nur auf den letzten Punkt sei hier kurz eingegangen.

Es liegt in dieser weit nach vorn geschobenen Lage des Kiefergelenkes ein Merkmal vor, welches besonders auch am erwachsenen Schädel deutlich hervortritt, namentlich in bezug auf den Condylus occipitalis, und m. E. als primitiv zu bezeichnen ist[1]; ein Merkmal, welches, innerhalb der Schildkrötenreihe zwar an Deutlichkeit wechselnd, doch die ganze Gruppe vor den übrigen lebenden Reptilien auszeichnet; ganz besonders vor den Schlangen und Krokodilen, bei welchen das Gelenk in der Regel mehr oder weniger, oft sogar auffallend weit caudal von der Querebene des Condylus gelegen ist; aber auch vor *Hatteria*, bei welcher das Gelenk sich nur wenig vor der Ebene des Condylus befindet; und selbst vor den Sauriern, bei welchen allerdings ein außerordentlicher Wechsel in der Lage des Gelenkes gefunden wird, indem das Gelenk bei manchen Formen, wie

---

leite die Seeschildkröten von Landformen, insbesondere Sumpfschildkröten, also Formen mit amphibiotischer Lebensweise, ab, und nicht etwa die heutigen Thecophoren von den heutigen Athecae. Aber trotzdem denke ich anders als Dollo: Da der typische Schildkrötenpanzer, wie schon gesagt, gewiß nicht plötzlich fertig in Erscheinung getreten ist, sondern lange Zeiträume einer allmählichen Entwicklung erfordert hat, da ferner die ersten Schildkröten aus Landformen, und zwar Formen mit amphibiotischer Lebensweise, hervorgegangen sind, so muß es, im Anfange der Schildkrötenentwicklung, solch amphibiotische Landformen gegeben haben, bei welchen die Bildung des typischen Schildkrötenpanzers noch ganz in den Anfängen steckte, d. h. aber nichts anderes als: sie müssen das gewesen sein, was wir heute, bei anderen Formen, athek nennen; dies um so mehr, als sie, nach dem früher Gesagten, wohl zweifellos das alte Hautskelett in Form der schuppenartigen Knochentäfelchen, ähnlich dem Mosaik unserer heutigen *Dermochelys*, gehabt haben. Wir kennen jene Anfangsformen, jene hypothetischen atheken Land- und Sumpfformen, deren Ursprung wahrscheinlich zu den Theromoren, besonders vielleicht zu den Stammformen der Anomodontien (vergl. dazu vor allem Haeckel's systematische Phylogenie), in nahen Beziehungen gestanden hat, heute noch nicht; aber sie muß es gegeben haben; und von ihnen sind abgezweigt: nach der einen Seite die zu den Athecae, Protostegidae und Cheloniidae führende Linie, in welcher sich, unter den hierzu günstigeren Bedingungen des Meerlebens, jene atheke Form mehr oder weniger, unter Beibehaltung der alten oberflächlichen dermalen Knochenplatten, erhalten, oder, unter teilweisem Verluste jener dermalen Knochenplatten, sich weiter, aber verhältnismäßig nur wenig weiter entwickelt hat zu einem etwas geschlosseneren Panzer; nach der anderen Seite die zu den übrigen Schildkröten führende Linie, welche es in den allermeisten Formen sehr rasch zu einem geschlossenen typischen Panzer brachten, wobei ebenfalls das alte oberflächliche Dermalskelett zum größten Teile verloren ging. Zu ganz ähnlichen Schlüssen kommt Rabl auf Grund seiner Carpus- und Tarsusstudien: er sagt (1910, p. 135) über die Vorfahren der Schildkröten: „Ich bin der Ansicht, daß jene Vorfahren amphibiotische Formen waren, deren Extremitäten ähnlich denen der Emyden Zehen trugen mit einer mehr oder weniger ausgedehnten Schwimmhaut. Solche Extremitäten werden ebensowohl zum Laufen auf dem Lande wie zum Schwimmen im Wasser geeignet gewesen sein. Von derartigen amphibiotischen Formen dürften sich nun einerseits die Eretmopoden, andererseits die Dromopoden abgezweigt haben.“ Unter Eretmopoden versteht Rabl bekanntlich die Cheloniidae + Dermochelydae (Sphargidae); unter Dromopoden alle anderen, die digitaten Schildkröten. Die heutigen Eretmopoden stehen nach Rabl viel tiefer als die heutigen Dromopoden (s. die oben angegebene Ansicht Rabl's über die Panzerverhältnisse und seine Ansicht über Carpus und Tarsus). Auch ich stelle *Dermochelys* mit den Cheloniidae zusammen und erachte im allgemeinen diese heutigen Eretmopoden als tiefer stehend als die heutigen Dromopoden.

Zum Schlusse betone ich noch ausdrücklich, daß ich nicht der Meinung bin, daß nur allein die hier über die Stellung der Atheconia wiedergegebene Ansicht richtig sein könnte und endgültig feststünde. Ich behaupte nur, daß sie richtig sein kann und wahrscheinlich richtig ist; daß es bis heute keine zwingenden Gründe gibt, in den bisher bekannt gewordenen atheken Formen bezüglich des Panzers ausschließlich sekundäre und Reduktionsformen zu sehen; daß es ebensogut, ja vielleicht noch besser, angängig ist, dieselben, wenigstens ganz im allgemeinen, als auf tiefer Stufe stehen geblieben zu betrachten; daß dies auch der Paläontologie nicht widerspricht, wenigstens nicht, wenn man auf dieselbe nicht weitergehende Schlüsse aufbaut als, auf Grund des bisherigen Materials, billigerweise erlaubt werden kann; daß, nach meiner Ansicht, die Paläontologie der Schildkröten, wie sie heute vorliegt, noch nicht das Recht hat zu einem endgültigen Schlußworte und Urteil. Im speziellen gebe ich natürlich Reduktionen auch für die Athecae zu, wie ich es oben schon für das Plastron der lebenden *Dermochelys*, insbesondere bezüglich des Fehlens des Entoplastrons, gethan habe. Offenbar ist dies die Folge der Erhaltung des alten oberflächlichen Dermalskelettes. Vielleicht ist unter diesem Einflusse sogar das ganze Plastron dieser Form, gegen früher, etwas reduziert worden. Dieses spezielle Ereignis würde aber nichts an der vorgetragenen allgemeinen Auffassung von der Stellung des Panzers der Atheconia ändern. Im allgemeinen halte ich diese Formen, bezüglich des Panzers, gleichwie in anderen Punkten, für primitiv, d. h. auf alter Stufe stehen geblieben, vielleicht unter gewissen Einflüssen ihres Seelebens. — Die geologisch-phylogenetischen Erwägungen und Schlüsse Dollo's aber halte ich für einstweilen viel zu weitgehend.

[1] Dies z. B. auf Grund der Verhältnisse der Embryonen der Urodelen und Dipnoër, bei welchen ebenfalls, infolge der schräg nach vorn abwärts gerichteten Stellung der Pars quadrata Palatoquadrati, die Lage des Kiefergelenkes weit nach vorn geschoben ist.

Iguana, etwas caudal von der Ebene des Condylus gelegen ist, bei anderen dagegen nach vorn von derselben, ja sogar weiter nach vorn als bei *Hatteria*, z. B. bei *Lacerta* und *Varanus*.

Bei manchen Schildkröten ist jenes Merkmal noch ausgesprochener als bei *Chelone*, so bei *Chelys fimbriata*, *Podocnemis expansa* u. a. m.

In dem hier in Rede stehenden Punkte nähern sich unter allen lebenden Reptilien am meisten die Testudinata den Säugern, bei welchen bekanntlich das Kiefergelenk verhältnismäßig weit vorn zu liegen pflegt.

Mag man nun in der Frage der Homologie des Säugerkiefergelenkes auf dem Standpunkte der Reichertschen Lehre stehen oder nicht, immer wird man diesem Punkte, der nach vorn vorgeschobenen Lage des Gelenkes, bei etwaigen Ableitungsversuchen Rechnung tragen müssen; wie gesagt, hier kommen die Schildkröten, unter den lebenden Formen, den Säugern am nächsten. Andererseits nähern sie sich oder gleichen darin auch gewissen Formen der ausgestorbenen Theromoren, besonders manchen Formen der Theriodontia und vor allem der Anomodontia. Das ist deswegen besonders bemerkenswert, weil die Theriodontia, namentlich in den Cynodontia, zweifellos nahe genetische Beziehungen zu den Säugern erkennen lassen, und die Anomodontia in vielen Punkten mit den Schildkröten mehr oder weniger übereinkommen, so daß von mancher Seite genetische Beziehungen zwischen den beiden angenommen werden; so z. B. von Haeckel, welcher (System. Phylogenie, III. Teil, p. 314—318) für die Schildkröten sogar die Vermutung der Abstammung von Udenodontien, besonders Cistecephalen, also typischen Vertretern der Anomodontia, für zulässig hält. Ich selbst bin geneigt, anzunehmen, daß die Anomodontien und Chelonien aus einer gemeinsamen Wurzel entsprungen sind, aus einer alten tiefstehenden Form, welche u. a. ein wohl entwickeltes dermales Hautknochenskelett besaß.

b) Spezielle Beschreibung des primordialen Neurocraniums und der primordialen Skeletteile des Kieferbogens.

α) Chondroneurocranium.

Ich gehe hierbei in der eingebürgerten Weise vor und beschreibe das Neurocranium eingeteilt nach den bekannten vier Regionen: Occipital-, Otical-, Orbitotemporal- und Ethmoidalregion. Zuvor aber gebe ich einen kurzen Überblick über das Verhalten der Basalplatte und Chorda dorsalis, welches sich dadurch rechtfertigt, daß die Basalplatte zweien der genannten Regionen angehört, der Occipital- und Oticalregion.

1. Basalplatte mit Chorda dorsalis (Fig. 2 und 3 auf Taf. 2 und 3).

Die Basalplatte gehört dem chordalen Schädelteile an, dessen Grundlage sie in gesamter Länge der Basis bildet, dabei die Occipital- und Oticalgegend gleichmäßig durchziehend. Sie ist jedoch, auf dem vorliegenden Stadium, nicht ununterbrochen, sondern weist vorn in der Mitte eine, allerdings nicht große Lücke auf, die Fenestra basicranialis postica. Unmittelbar vor dieser, entsprechend ihrem vorderen Rande, erhebt sich, in querer Richtung, gleichsam wie eine vordere Wand des unmittelbar auf der Basalplatte gelegenen Teiles des Cavum cranii, der vorderste Teil der Platte als eine leistenartige Knorpelmasse, welche zweifellos der Crista sellaris (Gaupp) anderer Formen entspricht (Fig. 2, Taf. 2). Zur Ausbildung einer eigentlichen Crista, oder gar eines Dorsum sellae, ist es allerdings nicht gekommen.

Die Form der Basalplatte ist langgestreckt, und kann, von der Unterseite gesehen (Fig. 3, Taf. 3), als ungefähr sechseckig bezeichnet werden; mit je einer vorderen und hinteren queren, und auf jeder Seite je einer vorderen und hinteren schräglateralen Begrenzungslinie. Auf der Oberseite (Fig. 2, Taf. 2) wird diese Form dadurch gestört und abgeändert, daß die beiden Ohrkapseln, etwa der Mitte der Länge der Platte entsprechend, von den Seiten her stark gegen die Platte vorspringen und so einen medianwärts gerichteten, abgerundeten Einschnitt an der seitlichen Begrenzungslinie der Platte hervorrufen. Ich komme unten noch darauf

zurück. Die Platte erhält dadurch, in der Oberansicht, die Form zweier hintereinander zusammengefügter Sechsecke.

Die Fenestra basicranialis postica wird in der Mitte von der Chorda dorsalis durchzogen (Fig. 2 und 3, Taf. 2 und 3), und von einem Gewebe verschlossen, welches größtenteils durchaus vorknorpelige oder sogar jungknorpelige Beschaffenheit hat; ja an manchen Stellen ist, mit starker Vergrößerung, typisches hyalines Knorpelgewebe zu erkennen. Nach den Seiten, vorn und hinten, hin geht dieses Verschlußgewebe allmählich, ohne Grenzen, in das reife Knorpelgewebe der Basalplatte über. Nur an wenigen Stellen trägt das Verschlußgewebe ausgesprocheneren Bindegewebscharakter. — Die histiologische Beschaffenheit dieses Gewebes deutet wohl zweifelsohne darauf hin, daß wir es hier mit einem Reduktionsprodukte des hyalinen Knorpels zu tun haben, daß also auch an dieser Stelle früher einmal typischer reifer hyaliner Knorpel gewesen, die Fenestra basicranialis also als eine Reduktionserscheinung an einer dermaleinst vollständig gewesenen Basalknorpelplatte, wie sie am Cranium der Selachier vorliegt, entstanden ist. Darauf deutet auch die wechselnde Größe der Fenestra bei den verschiedenen Formen hin, worauf ich noch zurückkomme. — Für *Lacerta* gibt Gaupp nichts mehr von einer vorknorpeligen oder gar jungknorpeligen Beschaffenheit des Verschlußgewebes an (1900). Über die Bedeutung desselben sagt der Autor (p. 441): „Es stellt einen unverknorpelt gebliebenen Abschnitt der Anlage des Primordial-Craniums dar."

Nach Nick (l. c., p. 77) fehlt bei den reifen Embryonen der *Dermochelys*, *Chelone midas* und *Chelydra* die Fenestra vollständig, während sie für jüngere Embryonen, der *Chelone midas* wenigstens, von Parker (1880) und Gaupp (1905, in Hertwig's Handbuch) als vorhanden angegeben wird, und auf diesen Stufen, nach Parker's Darstellung — man vergleiche z. B. die Fig. 2 auf Taf. IV der Arbeit des Autors —, sogar von recht beträchtlicher Größe ist. Parker nennt die Fenestra „posterior basi-cranial fontanelle." Dieselbe wird also allmählich verkleinert und gegen die Zeit der Reife des Embryos hin vollständig knorpelig verschlossen. In diesem Punkte dürfte *Imbricata* in mancher Hinsicht von *Midas* abweichen. Zwar ist die Fenestra auch bei *Imbricata* in jüngeren Embryonen (mit etwa 6,7 mm Msl), deren Primordialskelett soeben ins reife Hyalinknorpelstadium eintritt, verhältnismäßig etwas größer als später; sehr groß ist sie aber nie und sie wird bald auf die an meinem Modelle vorhandene Größe reduziert. Aber sie scheint bei *Imbricata* niemals ganz verschlossen zu werden, ich meine homogen hyalinknorpelig. Bei dem soeben ausgeschlüpften Tiere nämlich finde ich ihre Stelle ohne weiteres wieder; sie ist ausgefüllt durch Knochenlamellen, welche durch chondrifugale Ausbreitung der perichondralen Knochenlamellen des Basisphenoids entstanden sind; ein der Verknöcherung vorausgegangener Verschluß durch reifes Hyalinknorpelgewebe darf ich aber wohl mit Bestimmtheit ausschließen, da sich in ihrem Bereiche nirgends Reste aufgelösten Knorpels nachweisen lassen, was doch, bei früherer Anwesenheit reifen Knorpelgewebes, zu erwarten wäre, da sonst am ganzen Cranium noch nirgends Knorpel zerstört ist und derselbe überall, im Bereiche der späteren Ersatzknochen, nur perichondrale Knochenlamellen, und noch keinen Beginn der endochondralen Verknöcherung, aufweist. Aus diesen Tatsachen ist wohl zu schließen, daß, wenigstens bei dem mir vorliegenden reifen Exemplar von *Imbricata*, ein vollständiger Knorpelverschluß niemals stattgefunden hatte. Natürlich kann ich nicht behaupten, daß dies nun bei *Imbricata* die Regel sei. Es muß hier mit individuellen Variationen gerechnet werden, und solche sind sogar sehr wahrscheinlich. Jedenfalls aber weicht, in diesem Punkte, das von mir untersuchte reife *Imbricata*-Exemplar von den reifen Embryonen der *Dermochelys*, *Chelone midas* und *Chelydra*, welche Nick untersuchte, ab.

Eine histiologische Erscheinung sei hier kurz erwähnt.

Auf dem Stadium meines Modelles hinterläßt, nach mikroskopischer Betrachtung, das Knorpelgewebe der Basalplatte in der Umgebung der Chorda dorsalis, namentlich im otischen Gebiete, vielfach den Eindruck, als enthalte es stärkere Fasern, welche den Fasern des Perichondriums gleichen. Ich habe, da ich nur ein einziges Exemplar dieser Stufe zur Verfügung hatte, nachträglich keine spezifische Färbung meiner Serie vor-

genommen, weil ich, in dieser Belegserie zu meinem Modelle, nicht den Verlust von Schnitten riskieren wollte; ich kann daher die Natur der Fasern nicht genau bestimmen. Aber es scheint mir ganz sicher zu sein, daß es keine elastischen Fasern sind; das nicht spezifisch gefärbte Präparat erinnert, an den betreffenden Stellen, an Bindegewebsknorpel, welcher freilich außerordentlich viel Knorpelzellen und nur wenig Fasern enthielte, im Gegensatze zum typischen Bindegewebsknorpel. — Klarheit und die Rechtfertigung meiner Ansicht bringen wohl folgende entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen. Beim reifen Embryo finde ich jenes Verhalten nicht mehr, sondern ausschließlich hyalinen Knorpel. Aber bei jüngeren Embryonen (von 8,5—10,7 mm Msl) ist folgendes festzustellen: Hier reicht, in der otischen Gegend, der Knorpel der Basalplatte vielfach nur erst von den Seiten bis an die Chorda heran, läßt dieselbe dagegen dorsal und ventral noch knorpelfrei. An anderen Stellen reicht der Knorpel auch an den Seiten noch nicht ganz bis an die Chorda heran, es bleibt zwischen beiden ein größerer Zwischenraum; natürlich habe ich jetzt nur solche Stellen im Auge, an welchen eben später Knorpel zu finden ist, was sich durch die Topographie stets leicht feststellen läßt. An jenen Stellen der jüngeren Embryonen nun, an welchen in der Umgebung der Chorda noch kein Knorpelgewebe gebildet ist, wird die Chorda von einem Gewebe umgeben, welches nach den Seiten hin in das dorsale und ventrale Perichondrium des Basalplattenknorpels übergeht, und, wenn man es an anderen Stellen vor sich hätte, zweifelsohne als verdichtetes Bindegewebe bezeichnet würde. In der Tat gleicht es auch vielfach dem benachbarten Bindegewebe, insbesondere da, wo letzteres, durch Zug, in einer gespannten Längsrichtung gelagert erscheint. Dieses stark faserige, verdichtete Gewebe, welches beim Embryo von 10,7 mm Msl in Hämatoxolin dunkler gefärbt erscheint als das benachbarte lockere Bindegewebe, bildet sich also später in Knorpel um, welcher dann zunächst, z. B. noch stellenweise auf dem Stadium meines Modelles, mit Fasern gemischt erscheint, also mehr oder weniger dem Bindegewebsknorpel ähnelt, beim reifen Embryo schließlich aber durchaus hyalin aussieht. Man hat hier den Eindruck, als ob die Grenze zwischen einem anfangs mehr dem Bindegewebe gleichenden Gewebe und dem späteren hyalinen Knorpel sich ganz allmählich verschöbe. Es wird hier also ein anfangs mehr bindegewebig aussehendes Gewebe ganz allmählich in hyalinen Knorpel übergeführt; wobei diese letzte Stufe erst verhältnismäßig sehr spät erreicht wird[1]. Zwischen Bindegewebsknorpel und Hyalinknorpel gäbe es also danach keinen grundsätzlichen Gegensatz. Andererseits besteht ja auch ein solcher nicht zwischen Hyalinknorpel und elastischem Knorpel, wie daraus hervorgeht, daß zweifellose Abkömmlinge des alten primordialen Hyalinknorpelskelettes zu elastischen Knorpeln werden können, so wie es z. B. Stöhr (Lehrbuch der Histologie, 1903) für die medianen Teile des Schildknorpels, sowie die Spitzen und die Processus vocales der Gießbeckenknorpel des Kehlkopfes angibt, oder Großer (1907) für Teile des Nasenskelettes der Chiropteren (Nasenflügelknorpel von *Rhinolophus hipposideros*).

Mir erscheinen diese Beobachtungen nicht ganz unwichtig für die Frage der morphologischen Bedeutung des Os entoglossum der Schildkröten. Dasselbe entsteht außerordentlich spät, indem es bei *Emys*, wie ich früher (1907) angegeben habe, noch bei älteren Embryonen nicht vorhanden ist; jedenfalls also viel später als die typischen Teile des Hyobranchialskelettes entsteht. Kunkel (1912 b, p. 745) fand seine Anlage erst bei einem Tiere mit 28 mm Carapaxlänge. Auch Nick (l. c., p. 71—73) gibt an, daß es da, wo es überhaupt vorkommt (es fehlt nach Nick der *Dermochelys*), sehr spät entsteht. Außerdem entsteht es, nach dem gleichen Autor, bei *Chelydra* in einem „sehr dichten Bindegewebe“ des reifen Embryos, in welchem der Processus lingualis des Zungenbeines wie in einer Rinne liegt, und welches die beiderseitigen Musculi geniohyoidei unter sich und

[1] Auch der umgekehrte Vorgang, die Umbildung hyalinen Knorpels in Faser- und zwar speziell Bindegewebsknorpel ist bei Schildkröten, und insbesondere *Chelone*, beobachtet worden. Hoffmann nämlich gibt (1879) eine solche Umbildung an (p. 20) für einen Höcker der Halswirbeln, welchen er als Rippenrudiment betrachtet; und an anderer Stelle (p. 27) erläutert er, bei Besprechung des Atlas und Processus odontoides des Epistropheus, diese Umwandlung des hyalinen Knorpels in Bindegewebsknorpel, indem er sagt, daß „die Grundsubstanz in ein mehr oder weniger fein fibrilläres Bindegewebe umgesetzt ist“. — Auch auf p. 20 spricht er ausdrücklich von Bindegewebsfibrillen.

mit dem Unterkiefer verbindet. Beim halberwachsenen Tiere fand Nick in diesem Gewebe, in Schnittpräparaten, „alle Übergänge von dichtem Bindegewebe zu faserigem Bindegewebsknorpel und völlig homogen aussehendem Knorpel". Bei einer nicht völlig erwachsenen *Emys* fand der Autor die Dinge ähnlich, nur mehr Knorpel[1]. Auf Grund dieser Verhältnisse, der sehr späten Entstehung, der Entstehung aus einem „sehnigen" Bindegewebe, welches allmählich in Hyalinknorpel übergeführt wird, und der Unabhängigkeit der Verknorpelung vom typischen Hyobranchialskelette, kommt Nick zu der Ansicht, daß das Entoglossum nichts mit dem Hyobranchialskelette zu tun habe, kein Teil desselben sei, daß es sich hier um eine „freie" Entstehung von Knorpel im Bindegewebe handele. Das Entoglossum hätte also danach nichts mit dem alten Primordialskelette zu tun.

Auf Grund der oben mitgeteilten Beobachtungen über die eigentümlichen histiologischen Erscheinungen bei der Entwicklung der Basalplatte kann ich Nick in seinen Schlußfolgerungen nicht ohne weiteres zustimmen. Wen erinnerte nicht die Beschreibung Nick's sofort an das von mir soeben Mitgeteilte? Auch von der Basalplatte gehen Teile aus „verdichtetem Bindegewebe" hervor; auch hier entstehen diese Teile relativ spät. Es fragt sich eben, ob dieses so genannte „verdichtete Bindegewebe", welches später zu Knorpelgewebe wird, wirklich anderem, echtem Bindegewebe völlig gleichzusetzen ist, in jeglicher Hinsicht, beispielsweise auch in chemischer. Ich glaube es nicht. Die Tatsache, daß es später zu Knorpel wird, also ganz spezifische Substanzen bilden muß, wobei, wie auch Lubosch (1909) hervorhebt, es ganz besonders auf die Erzeugung der spezifischen Chondroitinschwefelsäure ankommt, beweist, daß jenes „Bindegewebe" ganz besondere Qualitäten besitzt. Ich glaube daher, daß jenes „verdichtete Bindegewebe" nicht einfach Bindegewebe im gewöhnlichen Sinne ist, und nur deshalb Knorpel bilden kann und bildet, weil hier phylogenetisch wirklich ein typisches, zum Primordialskelette gehöriges Hyalinknorpelskelettstück gelegen hat; was für die Basalplatte ja überhaupt nicht bestritten werden kann. Das späte Auftreten des Knorpelgewebes ist kein Beweis hiergegen; denn das kann als Zeichen einer Reduktion gedeutet werden; wie ja in der Tat bei *Dermochelys* das Entoglossum fehlt, d. h. doch wohl: durch Reduktion verloren gegangen ist. Auch die vom übrigen Hyobranchialskelette unabhängige, und also selbständige Verknorpelung spricht nicht gegen meine Ansicht: selbständige Verknorpelung während der Ontogenese kommt vielfach vor bei phylogenetisch zusammengehörigen Teilen des Knorpelskelettes. Nach alledem erachte ich noch immer den Versuch für berechtigt, das Entoglossum von Teilen des Hyobranchialskelettes abzuleiten; so wie es durch Gaupp (1904/05) geschehen ist; wobei ich natürlich dahingestellt sein lassen muß, ob der Versuch im speziellen geglückt ist (Gaupp [l. c., p. 1022]) denkt, hinsichtlich einer Vergleichung, an das Paraglossale der Vögel, welches allerdings, wie der Autor selbst hervorhebt, andere Lagebeziehungen hat als das Schildkrötenentoglossum); aber: allgemein genommen, ist ein solcher Versuch berechtigt.

Ich kann hier also, im Falle des Entoglossums der Schildkröten, nach allem Gesagten, im Gegensatze zu Nick, kein Beispiel und keinen sicheren Beweis einer sogen. „freien" Entstehung von Knorpel sehen. Überhaupt ist mir eine solche für das Skelett, unter normalen Umständen, nicht wahrscheinlich, wie ich bereits wiederholt auseinandergesetzt habe (1909 a und b, 1912 b). Daß, wie Nick hervorhebt, „freie" Entstehung von Knorpel unter pathologischen Umständen erwiesen sei, soll nicht bestritten werden. Allein ich halte es nicht für gerechtfertigt, aus dem Geschehen unter pathologischen Umständen auf das Wesen der Entwicklungsvorgänge unter den normalen Bedingungen der Ontogenese zu schließen. Jedenfalls kann jenes pathologisch festgestellte Geschehen keineswegs die Berechtigung wegnehmen, immer wieder den Versuch zu machen, die in der normalen Entwicklung auftretenden isolierten Knorpelstücke des Skelettes auf alte Bestandteile des

[1] Nach Bender (1912, Abhandl. der kgl. bayer. Akad. der Wissensch., mathem.-physik. Kl.) entsteht bei *Testudo graeca* das Entoglossum viel später als das ganze Hyobranchialskelett und durchaus unabhängig von diesem. „Es entwickelt sich aus dem Bindegewebe ventral und oral von der Spitze des Processus lingualis hyoidei, etwa zur Zeit des Überganges des Visceralskelettes in reifen Knorpel, und wandelt sich direkt in Knorpelgewebe um" (l. c. p. 57).

typischen primordialen Innenskelettes zurückzuführen; so wie ich es wiederholt für die so genannten akzessorischen Knorpelkerne der Deckknochen des Schädels, und neuerdings für den Knorpel des Schlüsselbeines der Mammalia ditremata getan habe (1909 a und b, 1912 b).

Das Verhalten der Chorda dorsalis zur Basalplatte ist folgendermaßen beschaffen: Aus dem Dens des Epistropheus, welcher, auf dem Stadium meines Modelles, in einer nach unten offenen, nach oben teilweise überdachten, seitlich hinten von den beiden Condylenhöckern flankierten Rinne des caudalen Randes der Basalplatte Fig. 3, Taf. 3), später aber in einer nur nach hinten offenen, sonst allseitig geschlossenen Grube liegt, tritt die Chorda, ohne Unterbrechung, in die Basalplatte über, in welcher sie gleich mehr der Oberseite genähert ist, so sehr, daß sie dieselbe wulstförmig nach oben vortreibt, wodurch auf der Oberfläche der Platte eine längsverlaufende Leiste, mit abgerundetem Firste (Fig. 2, Taf. 2), entsteht, welche Crista hyper- s. suprachordalis heißen möge. Dieselbe beginnt also kurz nach vorn von dem Condyleneinschnitt, erstreckt sich nach vorn zu indessen nicht ganz bis zur Fenestra basicranialis postica, sondern hört etwas vor der Verbindungsebene der hinteren Acusticuslöcher der beiden Seiten auf, weil von hier ab die Chorda dorsalis auf ihrer Oberseite nicht mehr von Knorpel bedeckt ist. Eine ähnliche, aber schwächere Leiste, Crista hypo- s. infrachordalis, ist auf der Unterseite der Basalplatte vorhanden (eine solche hat auch Kunkel bei *Emys* gefunden, wenn auch in etwas anderen Ausdehnungsverhältnissen): sie beginnt erst etwas weiter nach vorn als die obere, etwa in der Ebene der Mitte des Vagusaustrittes, und erstreckt sich nach vorn bis zur Fenestra basicranialis postica; sie wird natürlich ebenfalls durch die Anwesenheit der Chorda hervorgerufen, indem dieselbe, aus der Condylengegend kommend, sich allmählich auch der Unterseite der Basalplatte nähert, und zwar dadurch, daß die Basalplatte nach vorn zu allmählich dünner wird.

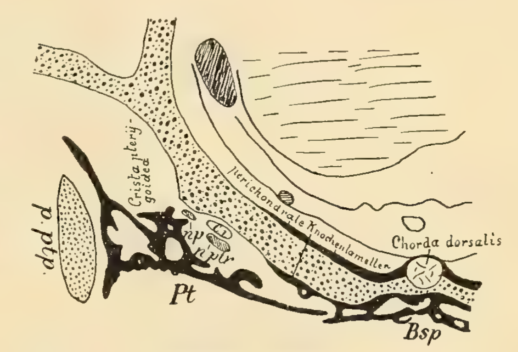
Die Basalplatte liegt also, mit einem größeren caudalen Teile, nicht nur parachordal, sondern auch perichordal, nach vorn bis etwas vor die Verbindungslinie der beiderseitigen hintersten Acusticuslöcher; von hier ab bis zur Fenestra basicranialis hypochordal und parachordal, im Bereiche der Fenestra parachordal, endlich im Bereiche der Crista sellaris wieder hypochordal und parachordal. Nachdem nämlich die Chorda die Fenestra durchzogen hat, biegt sie (Fig. 2, Taf. 2) am hinteren Rande der vorderen Wand der Basalplatte nach oben um, verläuft auf der hinteren Oberfläche dieser Wand schräg nach oben, biegt dann, entsprechend dem oberen Rande derselben, nach vorn ab und erstreckt sich mit ihrer Spitze noch in den Bereich des caudalen Teiles der Intertrabecula, über welcher sie in einiger Entfernung gelegen ist und endigt; sie reicht also nach vorn bis in den caudalen Teil des Bereiches der so genannten Fenestra hypophyseos hinein (Fig. 2, Taf. 2).

Die Chorda ist also, abgesehen von ihrer Scheide, umgeben: in dem occipitalen und einem großen Teile des otischen Gebietes ringsum von Knorpel, gleich hinter der Fenestra basicranialis postica nur ventral und an den Seiten von Knorpel, dorsal von einem verdichteten Gewebe, welches seitlich in den Knorpel und sein Perichondrium übergeht, im Bereiche der Fenestra von dem oben bereits beschriebenen verdichteten Gewebe, endlich vorn, im Bereiche der Crista sellaris, ventral und auch etwas an den Seiten von Knorpel, im übrigen von verdichtetem, wieder mit dem Knorpel und seinem Perichondrium in Zusammenhang stehendem Gewebe. Die Spitze liegt ganz frei außerhalb des Knorpels und ist von verdichtetem Bindegewebe umgeben.

Beim reifen Embryo finde ich nun darin manches abgeändert: es betrifft dies, wenn ich von der durch die perichondrale Knochenbildung herbeigeführten Veränderungen absehe, vor allem das Verhältnis des vordersten Chordaabschnittes zum Knorpelgewebe; also im Bereiche der Crista sellaris. Hier nämlich, wo die Chorda früher nur an der ventralen Seite Knorpel hatte, ist sie jetzt vielfach ringsum, an allen Seiten, von Knorpel umgeben, liegt also in einem Knorpelkanale; mit Ausnahme vor allem ihres äußersten vorderen Endes, ihrer Spitze, welche auch jetzt noch ganz frei im Bindegewebe liegt, über der Hypophysengrube, dorsal und in einiger Entfernung von der Intertrabecula. — Da, wo die Chorda früher, caudal von der Fenestra basicranialis postica, dorsal von Knorpel unbedeckt war und auch im Bereiche der Crista, soweit sie nicht ganz

von Knorpel umschlossen ist, ist sie jetzt, an dieser Seite, von perichondralen Knochenlamellen des Basisphenoids bedeckt (Textfig. 1), während sie im Bereiche der früheren Fenestra selbst von diesen Knochenlamellen zumeist rings umgeben ist. — Im übrigen steht die Chorda an manchen Stellen unmittelbar vor dem Untergange; namentlich im Gebiete des caudalen Teiles der bereits vorhandenen perichondralen Knochenlamellen des Basisphenoids: hier erscheint sie, von den Seiten her, plattgedrückt, so auf dem Querschnitte in der Basalplatte gleichsam eine Spalte bildend, wie es auch Nick für reife Embryonen von *Midas* und *Dermochelys* beschreibt (l. c., p. 77).

Die Basalplatte bildet natürlich den Boden des Cavum cranii im Gebiete der Occipital- und Oticalregion; ist, von der Fenestra basicranialis postica abgesehen, einheitlich, weder der Quere, etwa den beiden ihr zukommenden Regionen entsprechend, noch der Länge nach in zwei Hälften getrennt, wenngleich natürlich, durch die Anwesenheit der Crista supra- und infrachordalis, eine Längsgrenze zwischen rechter und linker Hälfte der Platte gegeben ist, und geht, nach den beiden Seiten, vorn in die Ohrkapseln, hinten in die dorsalwärts jederseits zu dem Occipitalpfeiler (Pila occipitalis) zusammenfließenden Occipitalbögen (Arcus occipitales) über (Fig. 2, Taf. 2). Der Zusammenhang zwischen Basalplatte und Ohrkapsel ist an einer Stelle unterbrochen, nämlich im Bereiche des Facialisloches (VII in Fig. 2, Taf. 2). Wie Nick bereits für *Midas* angegeben hat (l. c., p. 78), liegen Acusticus und Facialis vor ihrem Durchtritt durch die Knorpelwand in einer Nische, Fossa acustico-facialis, welche teilweise noch zum Bereiche der Basalplatte gehört (Fig. 2, Taf. 2). In dieser Nische befinden sich das Facialisloch (Foramen pro N. faciali) und die beiden vorderen Acusticuslöcher (Foramina Acustici), während das hintere Acusticusloch eigentlich nicht mehr in der Nische liegt[1]. Durch den Facialisaustritt wird also hier der Zusammenhang zwischen Basalplatte und Ohrkapsel durchbrochen und es entstehen die präfaciale und postfaciale basicapsuläre Commissur.



Textfig. 1. Querschnitt durch die Basalplatte des reifen Fetus der *Chelone imbricata*, gleich caudal von der Fenestra basicranialis postica. Knorpel punktiert, Knochen einheitlich schwarz. *Bsp* = Basisphenoid. *C. i.* = Carotis interna. *n. p.* = Nervus palatinus des Facialis. *n. ptr.* = Nervus petrosus profundus major des Sympathicus. *p. ptp.* = Processus pterygopalatinus Palatoquadrati in der Gegend des Processus epipterygoideus s. ascendens. *Pt* = Pterygoid.

Die weiter zurückliegende Fissura metotica hingegen trennt nur den Occipitalpfeiler von der Ohrkapsel, dagegen, wie bereits Nick an seinem Material gesehen hat, nicht auch die Basalplatte von der Ohrkapsel, eben weil der Fissur der bei den Sauriern (*Lacerta*, nach Gaupp, 1900) vorhandene längsgestellte, horizontale, zwischen Basalplatte und Ohrkapsel gelegene Teil fehlt. Auch bei Embryonen, welche jünger sind als mein Modellembryo, Embryonen von 8—11 mm Msl, ist von diesem horizontalen Spalt nichts zu finden, und liegen die Dinge also schon so wie an dem modellierten Schädel.

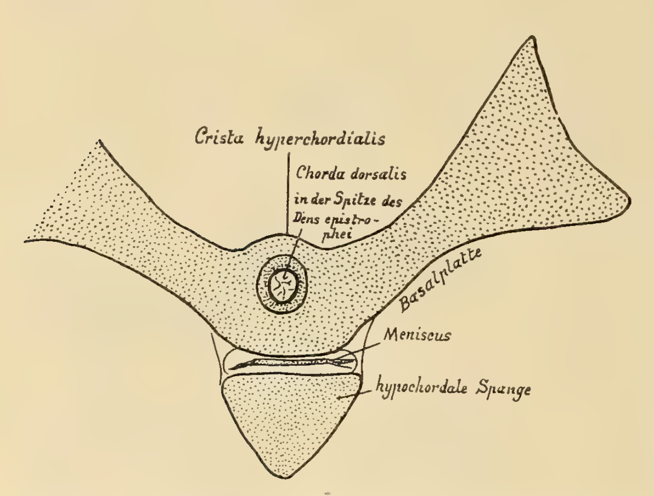
Ganz vorn in der Basalplatte, oben in der Ecke oder dem Winkel, welchen die vordere, quergestellte Wand mit den seitlich caudal von ihr gelegenen Teilen der Platte bildet, oder eigentlich noch gerade im lateralsten Teile der vorderen Wand, liegt das Durchtrittsloch des Abducens (Foramen N. Abducentis) (VI in Fig. 2, Taf. 2), dicht unter der Fenestra prootica (V), von dieser nur durch eine dünne Knorpelbrücke getrennt. Es führt, in caudooraler Richtung, aus dem Cavum cranii hinaus und, außerhalb desselben, in den (lateral von dem Processus ascendens Palatoquadrati begrenzten) von Gaupp Cavum epiptericum genannten Raum (VI in Fig. 1, Taf. 1).

Nach vorn zu geht die vordere Wand der Basalplatte in die beiden Trabeculae und die Intertrabecula (Parker) über (Fig. 1 und 3, Taf. 1 und 3); an der vorderen lateralen Ecke, da, wo die vordere Wand in die seitlich

[1] Ich finde also, wie ich später noch näher dartun werde, bei *Imbricata*, auf dem Stadium meines Modelles, drei Durchtrittslöcher für den Acusticus.

caudal von ihr gelegenen Teile der Platte übergeht, entspringt jederseits nach oben zu (dorsalwärts) die auffallend breite Pila prootica (Fig. 2, Taf. 2), welche das Foramen prooticum von vorn her begrenzt.

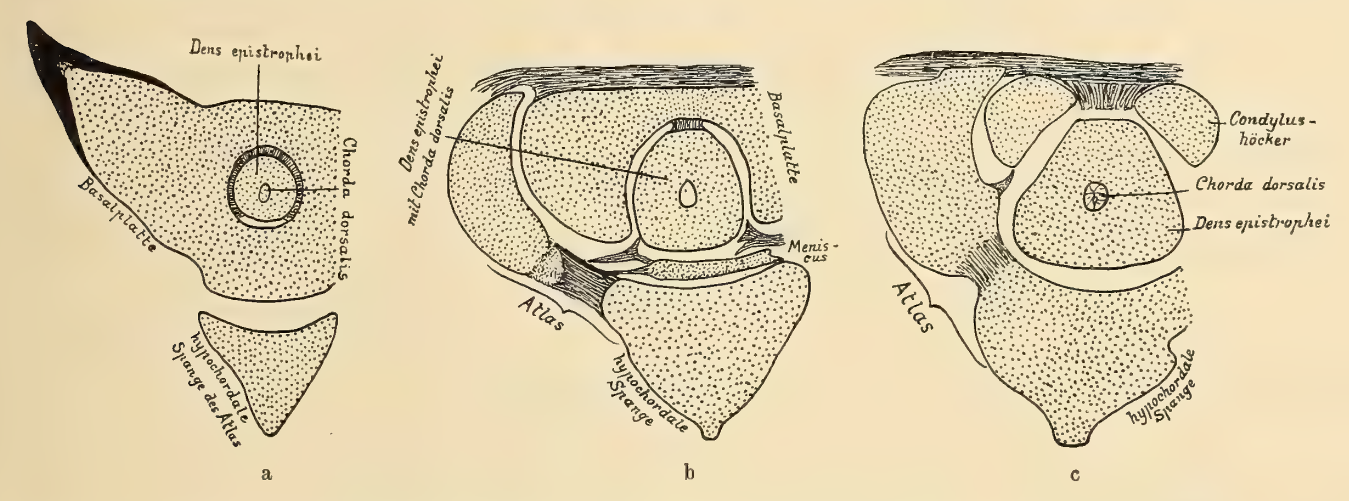
Die zwei auf jeder Seite vorhandenen Foramina hypoglossi, in ventraler und dorsaler Ansicht ohne weiteres sichtbar (XII in Fig. 2 und 3, Taf. 2 und 3), liegen am Übergange der Basalplatte in die Arcus occipitales. Am knöchernen Schädel gehören sie bekanntlich ganz den Exoccipitalia an, welche sie schräg durchbohren, von innen oben medial nach außen unten lateral. — Wie ich schon früher angegeben habe (1912 a, Verhandl. d. Anatom. Ges. zu München, p. 84), sind bei jüngeren Embryonen sowohl drei Hypoglossuswurzeln wie auch drei Foramina hypoglossi vorhanden (das Nähere siehe in meinen früheren Angaben). Noch bei einem Embryo von 10,7 mm Msl finde ich es so, und alle drei Hypoglossuswurzeln verlaufen durch ringsum knorpelig geschlossene Kanäle der Basalplatte. Auf einer etwas jüngeren Stufe hingegen (Embryo mit 6,72 mm Msl) liegen nur die beiden caudalen Wurzeln in Knorpelkanälen, die vorderste, weitaus schwächste dagegen in einem noch nicht verknorpelten Gewebe. Auch beim reifen Embryo sind (jederseits) nur zwei Hypoglossuskanäle vorhanden. Trotzdem finde ich drei Hypoglossuswurzeln: durch den vordersten der beiden Kanäle treten eben zwei gemeinsam miteinander aus. Das gleiche gibt Gaupp (1905/06, p. 787) für einen Embryo von *Chelone viridis*, von 22 mm Kopflänge, an. Meine Befunde bei *Imbricata* deuten darauf hin, daß der definitive Zustand, wie er schon bei meinem Modell-Embryo und dann beim reifen Embryo vorliegt, nicht etwa durch Reduktion der ersten Hypoglossuswurzel und Obliteration ihres Kanales, sondern dadurch entstanden ist, daß der erste und zweite Hypoglossuskanal zusammengeflossen sind, und zwar durch Reduktion der trennenden Knorpelbrücke, also eines Arcus occipitalis, oder wenigstens der Wurzel eines solchen. Es bleibt zu ermitteln, ob bei *Chelone viridis* die definitiven Verhältnisse von vornherein auftreten oder auf einem ontogenetischen Umwege, ähnlich wie bei *Imbricata*. — Kunkel hat an seinem Modelle von *Emys* drei Hypoglossuslöcher dargestellt, fügt aber im Texte (1912 b, p. 699) folgendes hinzu: „In the adult, as is well known, the first and second pairs of nerves leave the cranial cavity through the same foramen, and only two pairs of foramina spinooccipitalia are present. In two younger embryos having a carapace length of from 7 to 8 mm the adult condition was met with. In one embryo, older than that modelled, the first and second foramina were united at their external ends but completely separated from each other internally. On the other hand in one of the oldest individuals studied all three pairs of foramina were quite distinct as in the model.“ Darnach liegen also bei *Emys* im erwachsenen wie im frühembryonalen Zustande die Dinge so, wie für *Chelone* angegeben. Der Zeitpunkt aber, in welchem beim Embryo der definitive Zustand erzielt wird, scheint außerordentlich zu variieren. — Shiino (1912) hat bei *Nanemys guttata* im erwachsenen Zustande nur zwei Hypoglossuswurzeln gefunden. — Nick gibt für den Nervus hypoglossus und seine Foramina am Knochenschädel der *Dermochelys* (l. c., p. 22) an, daß der Nerv, im Gegensatze zu *Chelonia* und *Chelydra*, immer nur durch ein inneres Foramen in den Knochen eintritt, daß dagegen die Zahl der äußeren Öffnungen schwankt zwischen 1 und 2, wobei die letzte Zahl dadurch zustande kommt, daß sich der Canalis hypoglossi, während seines Verlaufes, spaltet, so daß zwei äußere Foramina auftreten, von welchen das zweite, kleinere, unter dem größeren liegt.



Textfig. 2. Querschnitt durch die Basalplatte des Modellembryos im Bereiche der Spitze des Dens epistrophei. Die Chorda dorsalis in der Basalplatte an der Stelle ihres Übertrittes aus dem Dens epistrophei in die Basalplatte. — Man achte zugleich auf den Meniscus in der Gelenkanlage zwischen Basalplatte und hypochordaler Spange des Atlas.

Der hintere Rand der Basalplatte bildet den Condylus occipitalis, dessen Form viel Beachtenswertes bietet; vor allem deswegen, weil sie eine sehr charakteristische Ausgangsform zeigt und sehr merkwürdige Veränderungen durchmacht, auf welche ich schon früher hingewiesen habe (1912 a, p. 82 und 83).

Auf dem Stadium meines Modelles (Fig. 2 und 3, Taf. 2 und 3) springen am caudalen Rande der Basalplatte, lateral von der Medianlinie, zwei Höcker caudalwärts vor, eben die Condylenhöcker. Zwischen beiden Höckern befindet sich ein Einschnitt, welcher aber auf der ventralen Seite tiefer ist als auf der dorsalen. Dadurch entsteht, im vorderen Teile zwischen den beiden Höckern, eine nach unten offene, oben überdachte Rinne (vergl. Fig. 3, Taf. 3), in welcher der Dens des Epistropheus gelegen ist, und die Chorda dorsalis aus demselben in die Basalplatte übertritt. Man kann eigentlich nicht sagen, daß, wie Gaupp es für *Chelone midas* angibt (1900, p. 494), die Chorda ventralwärts in die Basalplatte einträte, auch wenn jene Rinne für die Spitze des Dens epistrophei nach unten offen ist: die Chorda tritt, etwas schräg aus caudoventraler Richtung



Textfig. 3. Drei Schnitte durch den Dens epistrophei und die Condylusgegend der Basalplatte des reifen Fetus der *Chelone imbricata*. a geht durch die Spitze des Dens, welche in einer tiefen Grube der Basalplatte steckt. b liegt etwas weiter caudal; die Grube für den Dens öffnet sich ventralwärts und wird so zu einer Rinne. c liegt am meisten caudal; die beiden Condylenhöcker sind hier selbständig und springen, dorsolateral vom Dens epistrophei gelegen, caudalwärts vor; zwischen ihnen liegt straffes Bindegewebe. — Man achte auch auf den Meniscus im Gelenke zwischen der Unterseite des Dens epistrophei und der Oberseite der hypochordalen Spange des Atlas in b.

kommend, in der Tiefe der Rinne, etwa in die Mitte der Höhe der Basalplatte, ja sogar etwas über derselben, ein (Textfig. 2, p. 50).

Die ganze Form des Condylus auf dieser Stufe erinnert mehr an den nierenförmigen Typus des Sauropsidencondylus als an den späteren, dreilappigen Condylus anularis der erwachsenen *Chelone*.

Beim reifen Embryo ist das anders: hier springt die gesamte Condylusgegend noch stärker nach hinten vor und die Spitze des Dens epistrophei steckt in einer tiefen Grube des Condylenhöckers (Textfig. 3 a, p. 51). Allerdings ist diese Grube auch hier an der Ventralseite noch ein gut Stück weit offen, indem am caudalen Rande dieser Seite noch eine recht ansehnliche Einziehung besteht (Textfig. 3 b, p. 51). Und selbst die Einziehung bezw. der Ausschnitt in der dorsalen Hälfte ist noch recht deutlich (Textfig. 3 c, p. 51): die beiden Condylenhöcker gehen hier immer noch auseinander und ragen selbständig caudalwärts hervor.

Es wird also, im Verlaufe der Entwicklung, die Spitze des Dens epistrophei allmählich immer mehr ringsum von Knorpel umfaßt, indem sich die Ränder der ursprünglich vorhandenen, nach unten offenen Grube (Fig. 3, Taf. 3) nach hinten verschieben, und zwar die vorderen Ränder, der obere und untere, caudalwärts, die seitlichen caudomedialwärts. Offenbar bleibt dabei der vordere untere Rand zunächst hinter dem vorderen

oberen Rand der Grube etwas zurück, so daß der basale Teil der Grube kürzer ist als der dorsale; daher noch beim reifen Embryo hier ein stärkerer Einschnitt vorhanden ist. Auch am Condylus des erwachsenen Tieres sind die Spuren dieses Vorganges noch unverkennbar.

So entsteht die knorpelige Grundlage zu dem späteren anulären, für Schildkröten im allgemeinen so charakteristischen Typus des Condylus erst sekundär, und zwar ausgehend von einer mehr dem nierenförmigen Condylustypus ähnlichen embryonalen Form. — Ganz ähnlich lauten Rathke's (1848) Angaben, nach welchen in *Chelonia* der Condylus sich sehr langsam entwickelt und von den drei denselben zusammensetzenden Höckern sich derjenige am langsamsten entfaltet, welcher dem Basioccipitale angehört.

Auf jüngerer Stufe, bei Embryonen von etwa 6,72 mm Msl, deren Chondrocranium sich im Jungknorpelstadium befindet, ist, im Condylusgebiet, das Gewebe dorsal von der Chorda noch nicht verknorpelt, sondern vorknorpelig, während es sonst jungknorpelig ist. Doch kann man wohl nicht gut sagen, daß hier die Basalplatte hypochordal läge, da das noch nicht verknorpelte Gewebe dorsal von der Chorda an Höhe bedeutend, an Seitenausdehnung gering ist und deutlich seine Zugehörigkeit zur Basalplatte erkennen läßt. Bei noch jüngeren Embryonen aber (Msl = 5,04 mm), bei denen sich das Skelett auf der Grenze zwischen Vorknorpel und Jungknorpel befindet, liegt der Condylusteil der Basalplatte, wie überhaupt ihr ganzer Occipitalteil, typisch hypochordal, ähnlich wie es Kunkel für jüngere Embryonen von *Emys* beschreibt (1912 b, p. 700) und, in Fig. 15, auch abbildet. Es ist also die vollkommene knorpelige Ummantelung der Chorda dorsalis, so daß sie ringsum von Knorpel umgeben ist, ein sekundäres Ereignis.

Auf der Unterseite der Basalplatte ist mancherlei bemerkenswert (Fig. 3, Taf. 3).

Zunächst sei hervorgehoben, daß eine Crista inferior, wie sie Kunkel für *Emys* im Bereiche der äußeren Foramina des Hypoglossus und Vagus, und zwar ventral von diesen Foramina liegend, beschreibt, nicht vorhanden ist; demgemäß fehlt auch der Sulcus supracristularis.

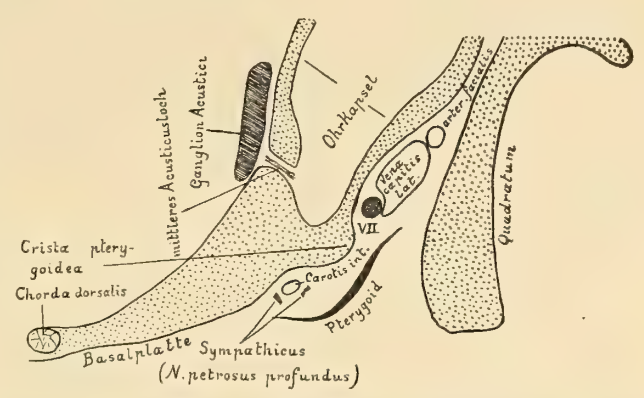
Dagegen springt, im Bereiche des vorderen Endes der Fissura metotica, des Foramen perilymphaticum und des Foramen Glossopharyngei externum jederseits ein starker Höcker schräg nach unten und lateral vor, an welchen sich beim reifen Embryo das caudale Ende des Pterygoids anlehnt und welcher wohl die knorpelige Grundlage des späteren schräg nach unten, lateral und caudal gerichteten Flügels des Basioccipitale und Exoccipitale bildet. Der Höcker möge Tuber basioccipitale heißen. — Nick bildet ihn für *Dermochelys* ab (Fig. 24, Taf. 4).

Weiter nach vorn, unterhalb und etwas nach vorn von der Fußplatte der Bicolumella auris, der vorderen unteren Ecke der Fenestra ovalis entsprechend, beginnt eine, am seitlich vorderen Rande der Basalplatte hinziehende Leiste (Crista pterygoidea, Fig. 3 auf Taf. 3), welche, hinten deutlicher als vorn und unterhalb des Foramen externum pro N. faciali und des Ganglions dieses Nervens verlaufend, vorn lateral vom äußeren Abducensloch endigt, ohne sich auf die Trabecula fortzusetzen. Dieser Leiste parallel verläuft das Pterygoid (Fig. 3, Taf. 3) und sendet ihr, etwa vom caudalen Rande des äußeren Facialisloches an nach vorn zu, eine dünne Knochenlamelle entgegen (Textfig. 4—6, p. 53). Unterhalb der Leiste befindet sich, auf der Basis cranii, eine Längsrinne, in welche (Textfig. 4, p. 53) von hinten her, unter dem Pterygoid, die Carotis und, mit ihr, der Nervus petrosus profundus des Sympathicus eintritt [1]. Diese Rinne wird durch das Pterygoid zum Kanale geschlossen (Textfig. 4—6, p. 53),

[1] Wie Nick (l. c. p. 23, Anm.), auf Grund einer Angabe van Bemmelen's, hervorhebt, ist dieser Nerv schon lange bekannt und bereits von Köstlin und Hoffmann festgestellt worden. Auch Nick hat ihn gesehen (*Dermochelys*, *Chelone midas*) und stimmt der von mir (1910) gegebenen Homologisierung desselben mit dem Nervus petrosus profundus major der Säuger zu.

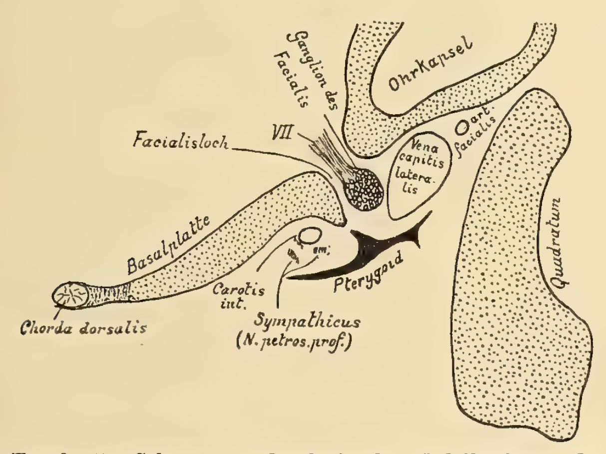
Bei *Chelone imbricata* zerfällt der Nerv im Carotiskanal, wie auch schon vorher außerhalb desselben, in der Regel in mehrere Zweige; meist sind es zwei, von welchen dann der eine mehr unten, oder unten medial, der andere oben lateral von der Carotis zu liegen pflegt (Textfig. 4, p. 53). Da sich dieser Sympathicuszweig (weiter vorn) mit dem Ramus palatinus des Facialis (Nervus petrosus superficialis major) vereinigt, so kommt es, wie ich schon früher hervorgehoben habe (1910, Anat. Anz. Bd. 36, p. 84, Anm.), bei *Chelone* zur Bildung eines typischen Nervus petrosus major s. vidianus wie bei den Säugern.

und vorn, im Bereiche des Facialisloches, tritt, vom Ganglion des Facialis kommend, um den Rand der Leiste herum, auch der Ramus palatinus des Facialis von oben her in den Kanal ein (Textfig. 6, p. 53 und Textfig. 1, auf p. 49). Der Hauptstamm des Facialis (R. hyomandibularis) liegt, gemeinsam mit der Vena capitis lateralis (Sinus cavernosus Nick) und der Arteria facialis, oberhalb (dorsal von) der Leiste (Textfig. 6, 5, 4, p. 53) und verläuft caudalwärts, dorsal von der Bicolumella auris.

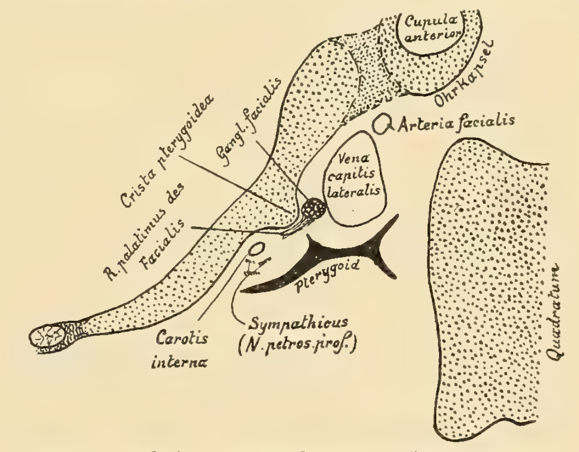


Textfig. 4. Schnitt aus der Serie des Modellembryos der *Chelone imbricata*, unmittelbar vor der Ebene des vorderen Randes der Fenestra ovalis der Ohrkapsel, im Bereiche des mittleren Acusticusloches. Zur Demonstration der Crista pterygoidea, des Canalis caroticus s. pterygoideus und der Lage des hinteren Hauptstammes des Facialis (*VII*), der Vena capitis lateralis und der Arteria facialis zu diesem Kanale; des Verhaltens des Os pterygoides. *VII* = Facialis.

Der hintere Teil dieser Leiste entspricht wohl dem, was Kunkel bei *Emys* Crista substapedialis nennt; den vordersten, lateral vom äußeren Abducensloche gelegenen Abschnitt hingegen könnte man, zusammen mit benachbarten Teilen, bei der ersten Betrachtung, vielleicht für einen Rest des Processus basipterygoideus halten, dessen typische Ausprägung wir bekanntlich von den Rhynchocephalen und Sauriern her kennen. Indessen möchte ich diesen vorderen, höckerartig vorspringenden Teil der Leiste doch nicht auf einen Teil dieses Basipterygoidfortsatzes beziehen, und zwar wegen seiner Topographie, seiner Lage zu der Trabecula, dem Abducenskanale und äußeren Abducensloche: der Höcker der Leiste liegt zu diesen ganz lateral und steht mit der Trabecula gar nicht in Beziehung, während der typische Processus basipterygoideus, z. B. derjenige der Saurier, an der Wurzel der Trabecula entspringt, also weiter medial liegt; wie er, nach Veit (1907), denn ja auch auf den Orbitalboden des Selachiercraniums zurückzuführen ist. Typische Processus basipterygoidei oder



Textfig. 5. Schnitt aus der Serie des Modellembryos der *Chelone imbricata* im Bereiche des Facialisaustrittes (*VII*, Facialisloch, Ganglion facialis). Zur Demonstration der Crista pterygoidea und des Carotiskanales; des Verhaltens des Pterygoids. *VII* = Facialis.



Textfig. 6. Schnitt aus der Serie des Modellembryos der *Chelone imbricata*, im Bereiche der Cupula anterior der Ohrkapsel, des vordersten Abschnittes des Facialisganglions und des Ursprunges des Ramus palatinus des Facialis am Ganglion. Zur Demonstration der Crista pterygoidea, des Carotiskanales, des Eintrittes des Ramus palatinus facialis in diesen Kanal; des Verhaltens des Os pterygoides. *VII* = Facialis.

Reste derselben müßten also mehr medial und zugleich etwas weiter vorn liegen als dieser vordere Teil der in Rede stehenden Leisten, an den Wurzeln der Trabeculae. Hier findet man denn auch tatsächlich in jüngeren Stufen solche Reste wahrer Processus basipterygoidei. Ich komme unten, bei der Besprechung der Regio orbitalis, noch darauf zurück.

Ich bezeichne die ganze in Rede stehende Leiste, nach ihren Beziehungen zum Pterygoid, Crista pterygoidea (Textfig. 4—6, p. 53), eine Bezeichnung, welche Kunkel allerdings für einen Teil des Pterygoides selbst benützt, welches ich indessen nicht gutheißen kann. Den caudalen Teil der Leiste, nach dem Vorgehen Kunkel's in *Emys*, etwa Crista substapedialis zu nennen, liegt m. E. kein Grund vor und erscheint mir überflüssig; wäre zudem für *Chelone* nicht recht passend, da dieser Teil, mit seinem caudalen Ende, nur zu der vorderen unteren Ecke des Foramen ovale in Beziehung steht.

Der Kanal, in welchem die Carotis und der Nervus petrosus profundus liegen (Carotiskanal oder Pterygoidkanal genannt), wird durch folgende Skeletteile gebildet und begrenzt: lateralventral und dorsolateral vom Pterygoid, medial und mediodorsal von der Crista pterygoidea und den benachbarten Teilen des Knorpelskelettes, also vom Primordialcranium, nach vorn zu insbesondere von demjenigen Teile desselben, welcher dem späteren Basisphenoid zugrunde liegt (Textfig. 1, p. 49, und Textfig. 4—6, p. 53).

Auch beim reifen Embryo liegen die Dinge im wesentlichen noch genau so; nur ist hier die Knorpelleiste vergleichsweise undeutlicher, erstreckt sich der Carotiskanal weiter caudalwärts, bis in die Nähe des Tuber basioccipitale [1], ist das Pterygoid stärker entwickelt und das Basisphenoid in Verknöcherung begriffen. Die Skelettbegrenzung des Kanales ist aber noch so wie vorhin, für den jüngeren Embryo, angegeben (man vergl. Textfig. 1 auf p. 49, mit Textfig. 4—6, p. 53) [2].

Noch verdient erwähnt zu werden, daß jederseits nach vorn, vorn lateral und auch noch etwas nach vorn medial vom Tuber basioccipitale der Boden der Basalplatte, an einer gut umschriebenen Stelle, konvex nach unten vorspringt, und zwar in Form eines länglichovalen, quergestellten Wulstes (Fig. 3, Taf. 3). Dies ist die Folge einer dieser Stelle entsprechenden Ausdehnung der Pars cochlearis der Ohrkapsel; ich nenne daher den Wulst Torus cochlearis. Kunkel gibt Ähnliches für *Emys* an (1912 b, p. 697).

Vor der Fenestra basicranialis postica steigt die Unterseite der Crista sellaris schräg nach vorn oben. Ihre Basis setzt sich jederseits seitlich von der vorderen seitlichen Ecke der Fenestra gegen die caudalen Teile der Basalplatte gut ab, indem die letzteren hier jederseits je einen deutlich vorspringenden Höcker bilden.

Nach vorn zu schließen sich an die Crista sellaris die Trabeculae und die Intertrabecula an, welche zur Orbitalregion gehören.

Die Crista infrachordalis, die Foramina Hypoglossi externa und die Fenestra basicranialis postica sind schon besprochen.

Einige vergleichend-anatomische Bemerkungen über Teile der Basalplatte.

1. Fenestra basicranialis postica. Daß dieselbe, wo sie bei Quadrupeden auftritt, als phylogenetisch sekundäre Bildung, entstanden durch lokale Reduktion an einer früher vollständig geschlossenen Basalplatte, aufzufassen ist, kann wohl als sicher gelten und läßt sich leicht begründen. An das vollständige Primordialcranium der Selachier, welchem die Fenestra fehlt, schließt sich dasjenige der Amphibien an, ins-

---

[1] Die Carotis tritt hier um den hinteren Rand des Pterygoids, etwa entsprechend seiner Mitte, herum auf die Oberseite des Knochens in den Kanal ein.

[2] Der Carotiskanal wird, beim erwachsenen Tiere, in seinem caudalen Teile bekanntlich ausschließlich vom Pterygoid gebildet, indem dieses den Kanal ringsum umgibt. Dies kommt dadurch zustande, daß die beim Embryo dorsal und ventral von der Carotis und dem sie begleitenden Nerven gelegenen Lamellen des Pterygoids sich an der medialen Seite, entlang der Wand des Knorpelschädels, von oben und unten einander entgegenwachsen, bis sie sich berühren und in einer noch beim erwachsenen Tiere sichtbaren Naht vereinigen. — Der Meinung van Bemmelen's (1896 b, p. 284), daß der Pterygoidkanal entstünde durch von außen nach innen gerichtete) Umbiegung allein einer ventralen Falte des Pterygoids, kann ich also nicht zustimmen. Auch Nick bezweifelt es.

Das Fehlen des Kanales im Pterygoid der *Dermochelys* könnte wenigstens vom ontogenetischen Standpunkte aus ein primäres Merkmal sein, kein sekundäres, etwa durch Reduktion bedingtes.

besondere der Urodelen und Anuren[1]. Beim Frosche z. B. fehlt, wie aus Gaupp's Darstellung und Modellen hervorgeht, die Fenestra, und ebenso ist es zunächst am Cranium der Tritonen; erst sekundär tritt bei diesen, wie Gaupp für *Triton taeniatus* angibt (1905/06, p. 692), eine große, später mit der Fenestra basicranialis antica (zur Fenestra basicranialis communis) zusammenfließende Fenestra basicranialis postica auf, und zwar dadurch, daß die knorpelige Basalplatte in größter Ausdehnung zugrunde geht.

Bei *Hatteria*, also einer alten und vielfach noch primitiven Amniotenform, finde ich in den Serien zweier Embryonen von 4 und 6 cm größter Länge keine Fenestra basicranialis postica (nur an einer Stelle der linken Hälfte der Basalplatte, weit ab von der Chorda dorsalis, ist bei dem 4 cm langen Embryo das Gewebe noch nicht hyalinknorpelig), während Schauinsland (1900) eine solche, jedoch nur in geringer Größe, von einem Embryo mit einer Schädellänge zwischen 4 und 5 mm, dargestellt hat (Taf. 33, Fig. 4 und 5). Ich vermute, daß hier der definitive Zustand noch nicht erreicht war; oder es kommen Variationen vor. Jedenfalls also kommt, nach meinen Beobachtungen, auch bei *Hatteria* eine vollständig geschlossene Basalplatte vor.

Bei *Chelone imbricata* ist die Fenestra, nach meinen Befunden, klein; nach Nick fehlt sie bei reifen Embryonen der *Dermochelys* und *Chelone midas* ganz. Bei *Emys* ist sie, nach Kunkel, von ansehnlicher Größe.

Bei den Sauriern, also höherstehenden Formen, ist sie auffallend groß (s. Gaupp's Modell von *Lacerta*), während sie bei den Säugern fehlt; so daß also letztere hier an ganz primitive Formen anknüpfen.

Aus diesen Tatsachen geht, namentlich unter Berücksichtigung der Verhältnisse der Selachier und der angegebenen ontogenetischen Vorgänge bei Tritonen, hervor, daß die knorpelig geschlossene Basalplatte für die Quadrupeden das Primäre, die Anwesenheit einer Fenestra basicranialis postica das Sekundäre ist.

Dermochelys und *Chelone midas* nehmen in diesem Punkte, neben *Hatteria*, eine sehr tiefe Stufe ein, unbeschadet der Tatsache, daß die Geschlossenheit der Platte erst spät erreicht wird. Dies letztere kann als Ausdruck beginnender Reduktion aufgefaßt werden, welche bei *Imbricata* tatsächlich erfolgt zu sein scheint; so daß also *Imbricata*, mit ihrer überdauernden Fenestra, etwas weniger tief stünde als *Midas* und *Dermochelys*, durch die Kleinheit der Fenestra aber entsprechend tiefer als die Saurier (*Lacerta*). *Emys* dagegen käme diesen etwas näher. Die Säuger hinwiederum stehen, mit dem gänzlichen Fehlen der Fenestra, sehr tief; ihre Verhältnisse reihen sich hier direkt an diejenigen der *Hatteria* und der betreffenden Seeschildkröten an.

2. Crista sellaris. In dieselbe tritt, wie oben angegeben, beim reifen Embryo, die Chorda dorsalis ein, liegt in einem Kanale derselben, welchen sie nach vorn zu verläßt, um sich mit ihrer Spitze noch ins Gebiet der Hypophysengrube zu erstrecken. Kunkel (1912b, p. 701) berichtet Ähnliches für *Emys* und weist außerdem auf vielfache Variationen im gegenseitigen Verhältnis von Chorda und Crista hin.

Die Crista sellaris der Schildkröten steht also in unmittelbarer Beziehung zur Chorda, von welcher sie bei reifen Embryonen sogar durchbohrt wird.

Gaupp hatte bei *Lacerta* gefunden, daß, auf den von ihm untersuchten späteren Stadien, die Chorda dorsalis mit ihrem Vorderende die Crista sellaris nicht erreicht; das sehr verjüngte vordere Ende fand sich noch hinter der Crista (1900, p. 441). Er setzt die Crista dann weiterhin (l. c., p. 538) der Sattellehne des Säugercraniums gleich; meint aber später (1905/06, p. 759), daß die Beurteilung der Crista sich noch nicht mit Sicherheit geben ließe: da sich die Chorda nicht in die Crista hineinerstrecke, so werde die Zurückführung der Crista auf den vordersten Teil der Basalplatte, welcher bei Selachiern die Sattellehne bildet, etwas zweifelhaft, da sich bis zu deren vorderen Rande die Chorda entwickle. Immerhin geht aus dem Wortlaute der folgenden Sätze hervor, daß der Autor doch zu der Homologisierung der Crista mit der Sattellehne der Selachier hinneigt.

[1] Das außerordentlich unvollständige Primordialcranium der Gymnophionen, wie es Peter (1898) von *Ichthyophis glutinosus* beschrieben hat, kommt hier nicht in Betracht, weil es außerordentlich stark reduziert ist. Auch Peter und Gaupp (1905/06, p. 748 und 749) sehen darin einen phylogenetischen Reduktionszustand, „der in der Ontogenese dadurch hergestellt wird, daß ein embryonales Verhalten beibehalten wird, und die letzten Stadien, die zur Vervollkommnung führen sollten, eliminiert werden“ (Gaupp).

Ich glaube nun, daß jene durch die Verhältnisse der älteren *Lacerta*-Embryonen entstandenen Bedenken und Zweifel durch die Befunde an den Schildkröten beseitigt werden; denn hier erstreckt sich ja die Chorda in den doch zweifellos der Crista sellaris entsprechenden Teil der Basalplatte hinein. Die Homologie mit der Sattellehne der Selachier dürfte also damit bewiesen sein.

Anders steht es allerdings um die Homologie mit dem Dorsum sellae der Säuger: nach den Untersuchungen Fischer's (1903) an Affen-, und Voit's (1909) an Kaninchenembryonen dürfte dieselbe nicht mehr aufrecht zu halten sein. Nach Voit (l. c., p. 545—551, und p. 565—566) sind die seitlichen Pfeiler des Dorsum sellae als vor der Basalplatte gelegene Reste der primitiven Seitenwand aufzufassen und mit Teilen der Supratrabecularspangen des *Lacerta*-Embryos zu vergleichen. Das diese Pfeiler dorsal verbindende Querstück dagegen wäre eine, im Gebiete des Mittelhirnpolsters entstandene, Neubildung. Die Crista sellaris entsteht unterhalb dieses Polsters.

Vielleicht kann die Crista sellaris mit dem mittleren Teile der von Voit so genannten, die Basalplatte von der mittleren Balkenplatte trennenden Crista transversa verglichen werden; demjenigen Teile, welcher zwischen den beiden Seitenpfeilern der Sattellehne gelegen ist und unter welchem sich, bei jüngeren Embryonen, das Vorderende der Chorda dorsalis befindet.

Andererseits darf man vielleicht doch daran denken, eine am erwachsenen *Chelone*-Schädel vorhandene Bildung mit dem Dorsum sellae der Säuger in gewisse Beziehungen zu bringen: ich meine die beiden über dem Canalis abducentis gelegenen Knochenpfeiler, welche Siebenrock (1897) Processus clinoidei nennt. Ich komme darauf noch zurück.

3. Canales Hypoglossi. Die primitive oder wenigstens typische Zahl derselben bei Reptilien darf wohl auf drei für jede Seite angegeben werden. So ist es bei *Lacerta* (Gaupp, 1900) und auch bei *Hatteria* (nach Schauinsland (1900, p. 850), welchen ich, auf Grund dreier entsprechender Serien, bestätigen kann[1]; Howes und Swinnerton geben allerdings vier an; doch ist das sicher, daß in späteren Stadien der Ontogenese nur drei vorhanden sind).

Daß die Zahl 3 auch den Schildkröten ursprünglich zugekommen ist, geht aus Kunkel's Angaben für *Emys* und den meinigen für *Chelone imbricata* hervor. Auch bei *Podocnemis*-Embryonen (von 8,1 mm Msl) finde ich drei Kanäle. Kunkel kann ich für *Emys* bestätigen.

Aber die Zahl 3 bleibt bei den meisten Schildkröten nicht erhalten; sie wird auf zwei vermindert, ohne daß, wie ich für *Chelone* oben dargetan habe, die Zahl der Hypoglossuswurzeln, welche drei beträgt, geringer wird; diese bleibt drei. Aber die beiden ersten treten, im reifen Zustande, durch einen gemeinsamen Kanal aus, nämlich den definitiven vorderen, welcher also aus den beiden ursprünglich vordersten, durch Zusammenfließen derselben, hervorgeht. Kunkel schildert für *Emys* mit folgenden Worten (1912b, p. 699) „In one embryo, older than that modelled, the first and second foramina were united at their external ends but completely sparated from each other internally" eine Stufe dieses Vorganges. Die Verhältnisse der *Chelone imbricata* erinnern also teilweise, diejenigen der *Emys* ganz an den definitiven Zustand der *Hatteria*, wie ihn Schauinsland (1900) schildert (s. die untenstehende Fußnote).

In dieser Verminderung der Hypoglossuskanäle geht *Dermochelys* mitunter noch weiter, indem hier, nach Nick (s. oben!), manchmal nur ein Kanal vorhanden ist. In solchem Falle ist *Dermochelys* dann noch höher spezialisiert als ihre Ordnungsverwandten.

Bei den Chelydidae und den meisten Trionychidae bleiben nach Siebenrock (1897, p. 9) drei Hypoglossuskanäle bestehen.

---

[1] Schauinsland bezeichnet die drei Hypoglossuswurzeln der *Hatteria* (nach Fürbringer) mit a, b und c (in craniocaudaler Richtung). Diesen entsprechen ursprünglich drei Kanäle. Eine spätere Veränderung darin präzisiert Sch. mit folgenden Worten (p. 850): „An der inneren Schädelwand sind die Foramina für a, b und c stets voneinander getrennt, bei älteren Embryonen verschmilzt der Gang für a und b aber bereits während seines Durchtritts durch den Knorpel, so daß dann a und b an der äußeren Schädelwand schon gemeinsam münden."

In diesem Punkte, durch die Verminderung der Zahl der Hypoglossuskanäle, zeigen sich die betreffenden Schildkröten höher differenziert und spezialisierter als *Hatteria* und *Lacerta*. Sie nähern sich auch hier den Säugern.

Voit (1909, p. 435) hat beim Kaninchenembryo (von 45 mm größter Länge) jederseits zwei Hypoglossuskanäle gefunden; ich selbst sehe bei mehreren *Didelphys*-Embryonen ebenfalls zwei. Diese Zahl wird bekanntlich auch am fertigen Säugerschädel in der Regel beibehalten.

Aber auch für die Säuger, wenigstens ihre Vorfahren, sind wohl drei Hypoglossuskanäle als ursprünglich vorhanden anzunehmen. Dies kann wohl aus folgenden Tatsachen entnommen werden: 1. daß noch heute bei den Säugern embryonal drei vollständig getrennte Hypoglossuswurzeln vorhanden sind (vergl. Froriep's Angaben fürs Rind, 1882 und 1886; auch beim Menschen sind noch drei nachgewiesen, doch vereinigen sich die beiden vorderen frühzeitig zu einem Stämmchen; Levi 1900, p. 355); 2. aus der durch Froriep (1882 und 1886) bekannt gewordenen Entwicklungsgeschichte der Hinterhauptsgegend des Schädels; 3. aus einer Beobachtung E. Fischer's, welcher (1903, p. 390) bei einem Embryo von *Semnopithecus pruinosus* (von 47,5 mm Schstlg) auf der einen Seite (rechts) noch drei Hypoglossuskanäle gefunden hat (auf der anderen waren nur zwei).

In dem in Rede stehenden Punkte, in der Zahl der Hypoglossuskanäle und teilweise auch im Verhalten der Hypoglossuswurzeln, insbesondere zu diesen Kanälen, nähern sich also die meisten Schildkröten durchaus den Säugern.

Beim Menschen ist in der Regel nur ein Hypoglossuskanal vorhanden. Wie angegeben, kommt dies auch bei *Dermochelys* vor.

Gewiß ist das letzte zum Verhalten des Menschen nur Konvergenz. Aber ich glaube doch, daß man, ganz im allgemeinen, die Tendenz des Schildkrötenschädels zur Verminderung der Zahl der Hypoglossuskanäle auf zwei, und selbst darüber hinaus, der gleichen Erscheinung am Säugerschädel wohl dahin vergleichen darf, daß man darin zugleich den Ausdruck einer, natürlich nicht sehr nahen Verwandtschaft beider Gruppen erblickt, welche darin zur Geltung käme, daß sowohl die Schildkröten wie die Säugetiere genealogische Beziehungen zu den Theromorphen haben; die Schildkröten wahrscheinlich nur zu deren Wurzel[1].

Beachtenswert dünkt mir noch folgender Punkt: Ohne Zweifel ist die Verringerung der Zahl der Hypoglossuskanäle ein phylogenetischer Vorgang und führt zu einer Abänderung der Artmerkmale. Die Ontogenese der Schildkröten macht es uns nun, wie oben am Beispiele der *Chelone* gezeigt, heute noch direkt vor, in welcher Weise solche Veränderungen, welche wir sonst oft nur erschließen oder als phylogenetisch erfolgt voraussetzen können, sich vollziehen. Ich meine: hier spielt sich vor unseren Augen ein Stück Umbildung (Transformation), wie sie von der Deszendenztheorie gefordert wird, ab. — In den Foramina acustica wird uns ein ähnliches Beispiel begegnen.

4. Condylus occipitalis. a) Ich habe oben gezeigt, daß der Hinterhauptscondylus der *Ch. imbricata* auf früherer Stufe (derjenigen des Modelles) mehr nierenförmig ist, indem zwischen zwei seitlich gelegenen, caudalwärts vorspringenden Höckern der mediane Teil eingezogen und vom Rande her ausgeschnitten ist. Allerdings ist diese Einziehung nicht gleichmäßig stark: sie ist in der dorsalen Hälfte wesentlich schwächer als in der ventralen (basalen). Die letztere tritt daher weiter nach vorn zurück als die dorsale. Immerhin ist die Ähnlichkeit mit einem nierenförmigen Condylus doch unverkennbar.

---

[1] Versluys hebt hervor (1912, p. 675), daß die Umbildung und Konsolidierung des Schildkrötenschädels verschieden sei von derjenigen der Theromoren und daher unabhängig von dieser erfolgt sei. Das braucht m. E. noch kein Argument gegen die Annahme zu sein, daß beide Gruppen doch irgendwie und irgendwo verwandtschaftlich zusammenhängen.

Andererseits findet Versluys in den genannten Schädelverhältnissen der Schildkröten gewisse Beziehungen zu denjenigen der Sauropterygier und Placodontier, namentlich aber der Sauropterygier. Auch ich habe früher (1907, Zeitschr. f. Morphol. und Anthrop. Bd. X), auf Grund der Gaumenverhältnisse, auf solche Beziehungen zwischen Schildkröten, Sauropterygier und Placodontia hingewiesen. Versluys sagt (l. c., p. 676): „Das Munddach der Schildkröten läßt sich sehr gut zurückführen auf ein Munddach, wie es die primitiven Sauropterygier gehabt haben dürften.“ Ich selbst hatte (l. c., p. 445) gesagt: Von einem Zustande, wie ihn unter den Nothosauridae z. B. *Simosaurus* am Munddach aufweist, läßt sich mit nur geringen Veränderungen ein der Sphargis ähnlicher Zustand ableiten, d. h. ein Zustand, der als Ausgangspunkt für das Munddach aller Chelonier gelten kann.

Die Grundlage des später tripartiten (Osborn) oder anulären (Gaupp) Condylus wird also ontogenetisch erst secundär erreicht, und zwar durch caudalgerichtetes Auswachsen des eingezogenen medianen Teiles.

Aus dieser Tatsache erklären sich nun ohne jegliche Schwierigkeit die Variationen in den Condylusverhältnissen der einzelnen Schildkrötenarten im erwachsenen Zustande.

Was zunächst den fertigen Condylus der *Chelone* betrifft (Fig. 8, Taf. 6), so stoßen bekanntlich die exoccipitalen Teile desselben in der Medianlinie zusammen und schließen so den basioccipitalen Teil von der Begrenzung des Foramen occipitale magnum aus. Eine Grube, etwa in der Mitte der Linie, in welcher sich der basioccipitale und die exoccipitalen Teile des Condylus berühren, bezeichnet, wie schon Gaupp (1900, p. 494) angegeben hat, die Stelle des früheren Eintrittes der Chorda dorsalis in die Basalplatte. Oberhalb dieser Grube liegen die medialen, aneinanderstoßenden Abschnitte der exoccipitalen Condylusteile, unterhalb derselben der basioccipitale Teil.

Daraus ist ohne weiteres folgendes zu entnehmen (man vergl. Fig. 8, Taf. 6 mit Fig. 3 und 4, Taf. 3 und 4): die seitlichen (lateralen), und bei *Chelone* zugleich prominentesten Teile der exoccipitalen Condylusabschnitte gehen aus den beiden embryonalen Condylenhöckern hervor, die medialen aneinanderstoßenden Teile derselben aus dem dorsalen, nach oben von der Chorda gelegenen, weniger stark ausgeschnittenen Teile der embryonalen medianen Einziehung; der basioccipitale Condylusteil hingegen, zum mindesten in der Hauptsache, aus dem Gebiete des unterhalb der Chorda gelegenen, stärker ausgeschnittenen Teiles der Einziehung. Man kann daher die dorsale Einziehung als die exoccipitale, die ventrale als basioccipitale bezeichnen.

Erst bei der Verknöcherung tritt die typische dreilappige Form des fertigen Condylus in Erscheinung und ist die Folge der Art und Weise des Verknöcherungsprozesses.

Bei *Chelone* sind noch am Condylus des erwachsenen Tieres deutlich Spuren und Reste der medianen Einziehung aus der Embryonalzeit zu erkennen, sowohl der dorsalen (exoccipitalen), wie der ventralen (basioccipitalen). An dem einzigen mir vorliegenden Schädel einer erwachsenen *Imbricata* finde ich die Spuren der dorsalen, an zwei großen Schädeln erwachsener *Midas* diejenigen der ventralen deutlicher erhalten.

Schließlich ist folgendes bemerkenswert: bei *Chelone* beteiligt sich der basioccipitale Condylusteil in allererster Linie mit seiner basalen Fläche an der Gelenkbildung, weniger mit der caudalen. Dies ist schon beim reifen Fetus der Fall; und hier finde ich, im Bereiche der ventralen (basioccipitalen) Einziehung, welche, wie oben schon gesagt, immer noch erheblich ist und größer als die ebenfalls noch gut zu erkennende dorsale (exoccipitale), zwischen Unterfläche des Dens epistrophei und Oberfläche der hypochordalen Spange des Atlas einen hyalinknorpeligen Meniscus eingeschoben, welcher seitlich, durch Bindegewebszüge, an das die hypochordale Spange des Atlas mit dem Neuralbogen desselben verbindende straffe Bindegewebe festgeheftet ist. Im Bereiche des Meniscus, dessen vorknorpelige Anlage ich teilweise schon auf dem Stadium des Modellembryos erkennen kann, ist natürlich die Gelenkhöhle in zwei übereinanderliegende Teile zerlegt.

Aus den für *Chelone* gemachten Angaben, namentlich aus den beobachteten Entwicklungsvorgängen, lassen sich nun leicht andersartige Condylusverhältnisse, wie sie bei anderen Schildkröten vorliegen, genetisch erklären, vorausgesetzt natürlich, daß hier die embryonalen Verhältnisse anfangs ähnlich liegen wie bei *Chelone*, was ich nur vermuten, nicht beweisen kann.

Es handelt sich dabei besonders um das Verhalten des basioccipitalen Condylusabschnittes. — Ich beschränke mich auf wenige Formen.

Bei *Chelys fimbriata* und auch bei *Podocnemis expansa*, also Pleurodiren, sehe ich, an mir vorliegenden Schädeln, deutlich den basioccipitalen Teil des Condylus, im Vergleich zu *Chelone*, an der Bildung des Gelenkhöckers weniger beteiligt; die Beteiligung mit der caudalen Fläche ist wesentlich geringer als bei *Ch. imbricata*; die Beteiligung der exoccipitalen Teile tritt vergleichsweise viel stärker hervor. Der basioccipitale hat sich gleichsam mehr nach vorn zu zurückgezogen. Von hier ist nur noch ein Schritt bis zu Verhältnissen, wie sie

bei *Testudo polyphemus* vorliegen, bei welcher die Beteiligung des Basioccipitale nur noch ganz gering ist (Gadow sagt [1902] darüber: „... in *Testudo*, eg. *T. polyphemus*, it is the basioccipital which is almost squeezed out from this articulation.“). Bei *Sternothaerus* und *Pelomedusa*, wieder Pleurodiren, endlich ist eine basioccipitale Beteiligung an der Condylusbildung ganz ausgeschieden, die Condylen sind rein exoccipitaler Natur (vergl. auch Baur, 1888, Zool. Anz., Bd. 11, p. 593, Boulenger, 1889, Siebenrock, 1897, p. 6, und Fürbringer, 1904, Teil 1, p. 577). Dies dürfte nun, wie gesagt vorausgesetzt, daß die ontogenetischen Verhältnisse ähnlich liegen wie bei *Chelone imbricata*, folgendermaßen genetisch zu erklären sein: Offenbar ist die embryonale Condylenform ursprünglich ganz ähnlich wie von mir für *Ch. imbricata* beschrieben: es bestand eine mediane Einziehung, namentlich eine starke in der ventralen Hälfte (eine basioccipitale), zwischen zwei seitlich davon gelegenen stark vorspringenden Höckern. Diese basale Einziehung ist dann, im Verlaufe der weiteren Entwicklung, caudalwärts nicht so weit vorgewachsen wie die exoccipitalen Teile, sondern, im Wachstume dauernd zurückbleibend, ist sie, entsprechend dem Maße der Wachstumshemmung, weiter nach vorn zu liegen geblieben, so daß der aus ihrem Bereiche hervorgehende Teil des Basioccipitale entweder gar nicht mehr, oder nur noch in geringerem Maße in den Bereich der den exoccipitalen Condylusabschnitten zugrunde liegenden Teile gekommen ist. Es handelt sich also um eine Verringerung der nachträglichen caudalgerichteten Ausdehnung und Vorschiebung des basioccipitalen Anteiles der embryonalen medianen Einziehung, d. h. der ventralen Hälfte derselben [1]. Aus verschiedenen Graden dieser Verringerung lassen sich die verschiedenen, bei den einzelnen Formen vorliegenden Grade der allmählich zurücktretenden Beteiligung des Basioccipitale an der Condylusbildung ohne weiteres erklären.

Bei *Chelys fimbriata* lassen im erwachsenen Zustande die beiden exoccipitalen Teile des Condylus nicht die Spur einer Einziehung in der Mitte erkennen (im Gegensatze zu den Verhältnissen der *Chelone*). Auch ein solcher Zustand ist leicht zu erklären: hier hat sich die dorsale (exoccipitale) Einziehung ganz ausgeglichen, falls eine solche embryonal überhaupt bestanden haben sollte. Wäre dies letztere nicht der Fall, dann wäre die Sache noch einfacher: dann brauchte sich die nicht bestehende dorsale Einziehung auch nicht auszugleichen.

b) Die Tatsache, daß die tripartite (dreilappige) oder anuläre Form des Schildkröten- insbesondere *Chelone*-Condylus aus einer mehr nierenförmig gestalteten embryonalen Form erst sekundär hervorgeht, also eine sekundäre Erscheinung ist, erscheint auch wichtig für die Frage, welche Condylusform in der Reihe der Sauropsiden die ursprüngliche gewesen sei, sowie für die Frage der Ableitung des doppelten Säugercondylus (Dicondylie, im Gegensatze zur Monocondylie der Sauropsiden); das letzte, weil die Säugercondylusverhältnisse bereits wiederholt gerade von dem tripartiten Condylus der Schildkröten, insbesondere der *Chelone*, abgeleitet worden sind (Albrecht 1884, Baur 1887, Osborn 1900).

Ich gehe auf diese Fragen, welche ich früher schon behandelt habe (1911, Zeitschr. f. Morphol. und Anthropol. Bd. 14; 1912, Verhandl. der anat. Gesellsch.), hier nur kurz ein.

Die Frage der Stellung der Säugerdicondylie zur Amphibiendicondylie, welche lange Zeit eine hervorragende Rolle gespielt hat, braucht einstweilen wohl nicht mehr erörtert zu werden. Fürbringer hat hier die Lage am besten gekennzeichnet und das erlösende Wort gesprochen (1900, p. 644, Anm. 2): „Die Dicondylie der Amphibien steht für sich, indem hier das Paläocranium resp. vorderste (am meisten rostrale) demselben assimilierte Wirbel die beiden lateralen Condylen bilden, während bei den Sauropsida und Mammalia mehr hintere (mehr caudale) Wirbel das Material für die occipitalen Condylen liefern.“ Danach hat also die Dicondylie der Mammalia mit derjenigen der Amphibien nichts zu tun.

Der Säugercondylus ist, weil die Craniovertebralgrenze unter den Amnioten gleich, von derjenigen der

---

[1] Es ist also z. T., aber doch wohl auch nur z. T., berechtigt, wenn Siebenrock (1897, p. 6), auf Grund Rathke's entwicklungsgeschichtlicher Angaben über *Chelone*, vom Condylus des *Sternothaerus* und der *Pelomedusa* sagt, in demselben habe sich das embryonale Stadium erhalten.

Amphibien aber verschieden ist, nur von einem Reptilcondylus abzuleiten, wie es Albrecht (1884), Baur (1887), Osborn (1900), Fürbringer (1900, 1904), Gadow (1902), Gaupp (1907), ich selbst (1911) getan haben. Da nun alle Reptilien, auch die primitivsten uns bekannten (Cotylosaurier, Diaptosaurier, Pelycosaurier), den monocondylen Typus der Gelenkhöcker aufweisen, so muß m. E. die Dicondylie der Säuger in letzter Linie aus einem monocondylen Zustande hervorgegangen sein.

Es herrschen indessen doch über die Art und Weise dieser Ableitung verschiedene Ansichten.

Gadow (1902, p. 352—357) stellt eine Reihe auf, welche von der Dicondylie der Amphibien zur Monocondylie der Sauropsiden führt. Der Anteil des Basioccipitale an der Condylusbildung ist dabei sekundär, und der ausschließlich basioccipitale monocondyle Gelenkkopf der Ichthyosaurier und mancher Krokodile und Vögel das spezialisierteste Extrem der Reihe (in welch letzterem Punkte ich Gadow zustimme). Nach Gadow ist die Beteiligung des Basioccipitale an der Condylusbildung ursprünglich paarig (schon bei Urodelen gegeben). Erst sekundär wird dieselbe unpaarig, durch Zusammenfließen der beiden Teile. Gadow knüpft nun die Säugerverhältnisse an eine Condylusform an, bei welcher die beiden basioccipitalen Teile noch nicht zusammengeflossen waren („dicondylic quadripartite“ Osborn), so wie es bei den ursprünglichsten Reptilien nach seiner Ansicht der Fall gewesen sein müßte. (Aus den Condylusverhältnissen ginge, nach Gadow, nicht die Verwandtschaft der Säuger mit den Amphibien hervor, sondern „that the Mammals have branched off a stock [von „early Reptiles“ nämlich] which was not yet differentiated into Prosauria and Theromorpha“; p. 356—357.)

Osborn (1900) stellt eine der Gadow'schen entgegengesetzte morphologische Reihe auf, welche vom ausschließlich basioccipitalen Condylus mancher Krokodile ausgeht und, durch allmählich zunehmende Beteiligung der Exoccipitalia, zum Monocondylus tripartitus führt, wie er am besten bei *Chelone* ausgeprägt ist; und von da, durch allmählich zunehmende Reduktion des basioccipitalen Anteiles, schließlich (zur ganz oder größtenteils exoccipitalen) Dicondylie. Er ist der Ansicht, „that the mammalian occipital condyles arose from a reptilian tripartite type by the reduction of the median basioccipital element and the expansion of the lateral occipital elements.“ Eine Übergangsstufe zeigen die Cynodontia (*Cynognathus*, „Dicondylic transitional“). — Mit der Ableitung des Säugercondylus von der tripartiten Form des Reptiliencondylus stellt sich Osborn auf den vor ihm schon von Albrecht (1884) und Baur (1887) eingenommenen Standpunkt.

Fürbringer hebt (1900, p. 644, Anm. 2) hervor, daß der Unterschied zwischen Sauropsida und Mammalia in den Condylenverhältnissen kein absoluter sei, „indem bei beiden in der Regel die gleichen Komponenten, das Occipitale basilare und die beiden Occipitalia lateralia an der Bildung dieser Condylen sich beteiligen“. 1904 (p. 578) sagt Fürbringer, daß er, gleich Albrecht, Gegenbaur, Gadow, die Entwicklungsreihe vom dicondylen zum monocondylen Typus annähme. Der Dicondylie der Amphibien stellt er auch hier das höher ausgebildete Verhalten der Amnioten gegenüber, unterscheidet aber bei diesen eine Stenocondylie der Sauropsiden und eine Eurycondylie der Mammalia, „als Zeichen einer primitiven Trennung resp. sehr frühen Sonderung beider Klassen“.

Gaupp (1907) hat das Problem in neue Bahnen gelenkt dadurch, daß er erkannte, „daß die Grenzen der Condylen unabhängig sind von den Grenzen der Knochenterritorien, und daß die Condylusbildung ein Vorgang ist, der für sich, als rein formales Problem, verstanden werden muß“.

Bezüglich der Ableitung der Säugerdicondylie ist er für diejenige von der Reptilmonocondylie und hat die Notwendigkeit dieser Ableitung durch die wichtige Entdeckung unterstützt, daß bei *Echidna* auch die Gelenkverhältnisse des Hinterhauptsbeines und der beiden ersten Wirbel durchaus noch auf dem Reptilzustande verharren, indem nicht nur das Atlantooccipitalgelenk und das Atlantoepistrophicalgelenk je völlig einheitlich sind, sondern beide auch miteinander zusammenhängen und die Zerlegung in einzelne (bis 5) Gelenke erst innerhalb der Säugerreihe erfolgt, wie es der Autor dann in einer speziellen Bearbeitung kennen gelehrt hat (1908, Verhandl. d. anatom. Gesellsch.).

Innerhalb der Sauropsidengruppe ist nach Gaupp wahrscheinlich der nierenförmige Condylus (C. reniformis), wie er bei den Rhynchocephalen, Sauriern und Vögeln vorkommt, die ursprünglichste Form, von welcher aus der kugelförmige (C. globiformis) der Krokodile und mancher Vögel, sowie der ringförmige (C. anularis) der Testudinaten sich erst sekundär ausgebildet haben.

Der Condylus reniformis ist es auch, welcher die beste Möglichkeit bietet, die Dicondylie der Säuger von der Monocondylie der Reptilien abzuleiten. Ausdehnung der Condylusbildung längs des Lateralumfanges des Foramen occipitale magnum und das Auftreten einer medianen Incisura intercondyloidea sind dabei die hervorstechendsten Abänderungen. Der „Condylus bifidus" der *Echidna* kann als vermittelnd zwischen dem monocondylen Sauropsiden- und dem typischen dicondylen (Condylus duplex) Säugerzustande aufgefaßt werden.

Ich habe mich (1911, c), unter teilweiser Abänderung einer früheren Ansicht, Gaupp in den beiden Hauptpunkten, 1. der Entwicklungsreihe innerhalb der Sauropsiden, 2. der Ableitung der Säugercondylusverhältnisse von dem nierenförmigen Typus des Reptilienmonocondylus, und zwar gerade auf Grund meiner Beobachtungen an *Chelone*-Embryonen, welche das mitgeteilte Resultat ergeben haben, daß die Grundlage des anulären oder tripartiten Condylustypus ontogenetisch sekundär entsteht aus einer mehr nierenförmigen Anlage (1912, Verhandl. d. anatom. Gesellsch.). Ich leite also die Säugerdicondylie von der Reptilienmonocondylie ab, und bin, mit Gaupp, der Ansicht, daß es der nierenförmige Monocondylus gewesen ist, welcher den Ausgangspunkt dargestellt hat ebensowohl für die Entwicklung der Säugerdicondylie wie für diejenige der übrigen Condylusformen der Sauropsiden (Condylus anularis s. tripartitus der Testudinaten und Condylus globiformis der Krokodile und mancher Vögel)[1].

Bezüglich des Überganges des primitiven Condylus reniformis in den Condylus der Säuger bin ich, mit Gregory (1910), der Ansicht, daß der Condylus der Cynodontia, welcher „is bilaterally paired", mit einer medianen Einsenkung (beginnende Bildung einer Incisura intercondyloidea), auf dem Wege zum Säugertypus ist. Am besten ist dies vielleicht so auszudrücken, daß man sagt: Der Condylus der Cynodontia steht in der Mitte zwischen dem nierenförmigen Typus des Reptilienmonocondylus und dem Condylus bifidus der rezenten Monotremen (1911 c, p. 392), welcher ja selbst eigentlich noch ein Monocondylus ist, wie, neben Gaupp, ich selbst (1907, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 10, p. 150, Fußnote) schon früher hervorgehoben habe. Aus einem solchen Condylus bifidus, wie ihn die Monotremen besitzen, hat sich dann der Condylus duplex (Gaupp) der Ditremata entwickelt.

Innerhalb der Amnioten geht also die Reihe vom monocondylen zum dicondylen Typus. Alle bekannten primitiven Reptilien haben Monocondylie. Nur bei den Cynodontia, also einer höher stehenden Gruppe, beginnt dieselbe verwischt bezw. abgeändert zu werden. Doch muß man auch hier noch von einem Monocondylus reden.

Für die Verhältnisse innerhalb der Amniotengruppe scheidet daher, nach meiner Ansicht, die Frage, ob der Weg Monocondylie—Dicondylie oder, umgekehrt, Dicondylie—Monocondylie gewesen sei, ganz aus; es hat nur den ersten gegeben.

Eine andere Frage ist natürlich die, wie nun die Monocondylie der primitiven Reptilien in Zusammenhang zu bringen ist mit der Dicondylie der Amphibien, insbesondere der Stegocephalen. Diese Frage ist aber ganz zu trennen von der vorhergehenden und deswegen nicht leicht zu beantworten, weil eben bei den Amnioten, und zwar schon bei den primitiven Reptilien, drei Wirbelelemente mehr in das Occiput aufgenommen worden sind als bei den Amphibien, uns aber sichere Übergangsformen für diesen Prozeß noch nicht bekannt sind und wir nicht bestimmt wissen, in welcher Weise diese Assimilation der Wirbel oder Wirbelteile erfolgt ist.

[1] Ich möchte bezüglich des letzten Punktes darauf hinweisen, daß, nach einer Abbildung Broili's (1904/05) zu schließen, der Condylus des sehr primitiven Cotylosauriers *Seymouria* offenbar nierenförmig gewesen ist. Auch das spräche für die Ursprünglichkeit des nierenförmigen Typus unter den Condylusformen.

Vielleicht haben sich hierbei Vorgänge abgespielt, wie sie den ersten Stufen der Gadow'schen Reihe entsprechen würden; oder solche, wie wir sie bei der bekannten Assimilation des Atlas des Menschen an das Hinterhauptsbein beobachten.

Was den letzten Punkt, die Assimilation des menschlichen Atlas an das Hinterhauptsbein, anbelangt, so ist er bekanntlich in neuerer Zeit wiederholt behandelt worden; ich nenne: Swjetschnikow (1906), Bolk (1906), Kollmann (1907), und verweise bezüglich der einzelnen Erscheinungen auf die Beschreibung dieser Autoren.

Eine sich bei Betrachtung dieser Atlasassimilation sofort ergebende Frage ist die, ob dieselbe der Ausdruck oder Folge eines progredienten Entwicklungsprozesses sei oder nicht; mit anderen Worten: ob bei dem rezenten Menschen die Vergrößerung des Hinterhauptsbeines, auf Kosten der Wirbelsäule, von neuem einsetze und sich also die craniovertebrale Grenze nun noch einmal verschöbe, nachdem dieselbe, nach erfolgter Assimilation der drei vordersten Halswirbeln an das Hinterhauptsbein der Amphibien, bis jetzt in der Amniotenreihe unverändert und unverrückt geblieben ist.

Bolk (1906, p. 501) faßt die Atlasvariationen in der Primatenreihe, welche darin gipfeln, daß der Atlas einer zunehmenden Reduktion verfällt, und zwar, daß der menschliche Atlas das höchste Maß der Reduktion aufweist, als Zeugnisse einer Reduktion des ersten Halssegmentes auf; und bezüglich der Bewertung der Atlasassimilation meint er (p. 506), daß die craniovertebrale Grenze beim Menschen nicht absolut fixiert sei, sondern um eine Norm schwanke, jedoch mit der Tendenz, sich caudalwärts zu verschieben.

Nach Kollmann (1907) dagegen spiegelt die Assimilation des Atlas „den einstweiligen Werdegang des Occipitale der höheren Tiere teilweise wieder, dürfte aber doch kein Zeichen dafür abgeben, daß der Schädel der Amnioten noch weiter caudal vorrücke". — „Bei den Amnioten kann also bisweilen die craniovertebrale Schädelgrenze wohl variieren, wie andere Abteilungen der Wirbelsäule dies ebenfalls tun, aber sie wird nicht caudalwärts verlegt."

Ich selbst bin geneigt, mich mehr der Bolk'schen Ansicht anzuschließen, und glaube, daß man vielleicht doch in der zunehmenden Reduktion des Atlas und der gar nicht so seltenen Assimilation an das Hinterhauptsbein des Menschen einen progredienten Prozeß, mit der Tendenz, beim rezenten Menschen die craniovertebrale Grenze wieder um ein Segment weiter caudalabwärts zu verlegen, erblicken darf. Es ist m. E. nicht einzusehen, warum, nachdem wiederholt solche Wirbelassimilationen in der Phylogenese, etappenweise, stattgefunden haben, nun gerade jetzt, da wir Zeugen dieses Prozesses sein können, derselbe dauernd, ein für allemal zur Ruhe und zum endgültigen Abschlusse gekommen sein sollte. Es ist doch die Vergrößerung des Schädels auf Kosten der Wirbelsäule z. T. wenigstens wohl eine Folge der Vergrößerung des Gehirnes; wenngleich, wie der Vergleich der rezenten Mammalia mit dem rezenten Menschen lehrt, eine enorme Vergrößerung des Hirnes stattfinden kann ohne Assimilation von Teilen der Wirbelsäule an den Schädel, so daß also die Zunahme der Größe des Hirnes nicht die einzige Ursache sein kann. Immerhin kann das alles vielleicht doch eine gewisse, durch begleitende Umstände gesetzte Grenze haben, und dann mag ab und zu jenes Hilfsmittel der Assimilation von Wirbeln oder Wirbelteilen an den Schädel von Zeit zu Zeit wieder aufgenommen werden. — Dessen bin ich mir natürlich auch bewußt, daß jene Annahme, es handele sich bei der Atlasassimilation des Menschen um einen progredienten Prozeß, mit der Tendenz, die craniovertebrale Grenze von neuem zu verschieben, eine reine Hypothese ist, eben weil wir die Tendenz nicht strikte beweisen können. Wirklich sichere Beweise dafür, ob diese Hypothese richtig oder falsch ist, sind vielleicht erst nach vielen, vielen, ungezählten Generationen zu bringen, wenn es sich zeigt, ob die Verbreitung des Prozesses in nennenswertem Maße, dauernd und stetig, zugenommen hat oder nicht. — Wie dem nun aber auch sei: auf alle Fälle kann uns diese Assimilation des menschlichen Atlas dazu dienen, uns verständlich und leibhaftig vorstellbar zu machen, wie, in welcher Weise in früheren phylogenetischen Zeiten die ja bestimmt anzunehmenden Wirbelaufnahmen in die

Hinterhauptsgegend des Schädels erfolgt sind oder erfolgt sein mögen. Denn wir sehen hier einen Vorgang, den wir als phylogenetisch wiederholt erfolgt annehmen müssen, mit unseren eigenen Augen, wie er sich abspielt; das ermöglicht allein eine wirkliche Vorstellung. Und diesen Wert behält die Atlasassimilation des Menschen für immer, ganz ohne Rücksicht darauf, ob man darin nur eine gelegentliche Variation, oder das Zeugnis eines progredienten Prozesses, in dem angegeben Sinne, erblickt.

Eine andere, teilweise gerade entgegengesetzte Erscheinung ist die sogenannte „Manifestation" eines Occipitalwirbels (Kollmann, Swjetschnikow, v. Schuhmacher (1907). Hier treten bekanntlich in der Umgebung des Foramen occipitale magnum, zwischen Atlas und Occipitale, Skelettstücke auf, welche als Teile des caudalen der drei, in den Amnioten normalerweise vollständig in das Occipitale aufgenommenen Wirbeln aufzufassen sind, deren Aufnahme in das Hinterhauptsbein ausnahmsweise unterblieben ist. Auch diese Erscheinung, welche besonders gut an dem von v. Schuhmacher (1907) beschriebenen Materiale zur Geltung kommt, ist geeignet, uns über den Vorgang der Assimilation von Wirbeln an den Schädel aufzuklären; vor allem über die dabei an den Wirbeln sich abspielenden Umformungen, sowie über die Frage, welchen Teilen von Wirbeln die normalerweise in das Hinterhauptsbein der Amnioten aufgenommenen Wirbelstücke entsprechen.

2. Regio occipitalis.

Ihr Skelett zerfällt in basale, laterale und dorsale Teile (Fig. 1—4, Taf. 1—4).

Die dorsalen Teile gehören dem Deckenteile des Schädels an und werden von Gaupp ursprünglich (1900) Tectum synoticum, später (1906, p. 40) Tectum posterius, von Nick (1912) Tectum cranii genannt. Ich bespreche dieses Tectum später gesondert.

Die basalen Teile werden gebildet durch den zwischen den beiderseitigen Hypoglossuskanälen gelegenen Abschnitt der Basalplatte, welcher nach vorn bis ans vordere Ende der Fissura metotica reicht und caudal den Condylus bildet. Dieselben sind bereits vorhin beschrieben worden.

Die seitlichen Teile (Fig. 1 und 2, Taf. 1 und 2) sind die beiden wirbelbogenähnlich aussehenden Occipitalpfeiler (Pilae occipitales), vielfach auch Arcus occipitales genannt. Ich ziehe auch für die Reptilien die Bezeichnung „Occipitalpfeiler" vor (Gaupp benützt dieselbe ebenfalls, im Hertwig'schen Handbuche p. 758, für *Lacerta*), und nicht die von Kunkel und Nick gebrauchte Bezeichnung „Arcus occipitalis". Als Arcus, also Bogen, sollte man nur einen solchen Teil bezeichnen, welcher erwiesenermaßen den morphologischen Wert eines Wirbelbogens hat; jede Pila occipitalis entspricht aber einer Summe von Wirbelbögen.

Die Occipitalpfeiler sind in sagittaler Richtung am ausgedehntesten an der Basis, dorsal viel weniger; hier laufen sie in einer schmalen Kante mit caudalwärts gerichteter Spitze aus. Sie entspringen seitlich an der Basalplatte, und zwar auf dem Stadium meines Modelles mit je drei Wurzeln, von welchen sich die zwei vordersten (rostralen) mehr in der dorsalen Hälfte des seitlichen Randes der Platte festheften und so sich unmittelbar nur auf die obere Fläche der Platte fortsetzen, während die letzte (caudale) so entspringt, daß sie wenigstens teilweise auch einen unmittelbaren Übergang in die ventrale (untere) Fläche der Platte aufweist. Dadurch entsteht, namentlich im Bereiche der mittleren Wurzel, auf der Unterseite eine Vertiefung (Fig. 3, Taf. 3), in welcher die äußeren Öffnungen der beiden Hypoglossuskanäle liegen. Die letzteren sind im übrigen bereits oben besprochen.

Die vorderste Wurzel der Pila liegt zwischen dem vorderen, n. A. den Vagus durchleitenden Teile der den Pfeiler von der Ohrkapsel trennenden Fissura metotica und dem vordersten Hypoglossuskanale, oder, da (wie oben schon angegeben) durch diesen letzten zwei Hypoglossuswurzeln durchtreten, zwischen Vagoaccessorius und den beiden vordersten Hypoglossuswurzeln; die mittlere zwischen den beiden Hypoglossuskanälen, d. h. zwischen den beiden vorderen Hypoglossuswurzeln einerseits und der hintersten andererseits; die hinterste Wurzel caudal von dem letzten Hypoglossuskanal und der hintersten Hypoglossuswurzel.

Wie oben angegeben, bestehen auf etwas jüngerer Stufe, an Stelle des vordersten Hypoglossuskanales der modellierten Stufe, zwei Kanäle, demgemäß eine Occipitalpfeilerwurzel mehr als am Modell, nämlich vier. Diese eine, später fehlende Wurzel müßte man sich auf der Modellstufe (z. B. in Fig. 2, Taf. 2) etwa quer durch die Mitte des vordersten der beiden Hypoglossuskanäle ausgespannt denken. Es ist also unter diesen ursprünglich vier Wurzeln des Occipitalpfeilers die zweite von vorn zugrunde gegangen.

Vergleichend-anatomisch ist es wohl unzweifelhaft, daß die drei caudalen der vier ursprünglichen Pfeilerwurzeln Neuralbögen entsprechen, und zwar jede je einem, so daß jede dieser Wurzeln als ventraler Teil eines Arcus, oder auch kurz als Arcus bezeichnet werden kann.

Strittig ist dagegen die Wertigkeit der vordersten Wurzel, zwischen Vagus und erster Hypoglossuswurzel; nämlich: ob sie ebenfalls nur einem Neuralbogen gleichwertig ist oder einem Mehrfachen von solchen entspricht. Ich habe am Eingange der Arbeit (p. 7 u. 8) bereits die Ansichten verschiedener Autoren (Fürbringer, Gaupp, Peter, Marcus, Sewertzoff, Goodrich) über diesen Punkt referiert. Ich möchte mich, auf Grund der Entwicklungsgeschichte (vergl. meine Angaben 1912, Verhandlg. der anatom. Gesellsch.), einstweilen doch der Ansicht von Sewertzoff und Goodrich anschließen, daß die zwischen Vagus und erster Hypoglossuswurzel gelegene Pfeilerwurzel nur einem Wirbelbogen entspricht, so wie es Goodrich auch für den Occipitalbogen der Amphibien annimmt. Jede Pila würde demnach der Summe von vier Wirbelbögen entsprechen.

Die drei am Modell vorhandenen Pfeilerwurzeln (Arcus occipitales) fließen nun lateral von den Hypoglossuslöchern zu einer einzigen Knorpelmasse zusammen, eben dem Occipitalpfeiler, welcher in ganzer Ausdehnung von der Ohrkapsel getrennt ist und dorsalwärts auch nicht mit dem Tectum cranii zusammenhängt, wie bereits Gaupp für *Chelone viridis* (1905/06), Nick für *Ch. midas*, *Dermochelys* und *Chelydra serpentina*, Kunkel für *Emys* angegeben haben.

Auf der oberen (dorsalen) Seite (Fig. 2, Taf. 2) wendet sich der Occipitalpfeiler gleich, in leichtgeschwungenem Bogen, dorsalwärts, um etwa in der Mitte der Höhe des von ihm seitlich begrenzten Foramen occipitale magnum in seine Spitze auszulaufen und zu endigen. — Anders auf der unteren (ventralen) Seite (Fig. 3, Taf. 3): hier wendet sich der Pfeiler zunächst direkt horizontal lateralwärts, um dann, in einer scharfen Kante, entlang der Ohrkapsel, nach oben abzubiegen, dabei zugleich sich ein wenig medialwärts wendend (Fig. 4, Taf. 4).

Am Pfeiler sind zu unterscheiden: eine basale (untere, ventrale) Seite (Fig. 3, Taf. 3), eine caudale (der Wirbelsäule zugekehrt, Fig. 4, Taf. 4), eine mediale (dem Foramen magnum zugekehrt, Fig. 2 und 4, Taf. 2 und 4), eine schräg gestellte anterolaterale (von mediocaudal her der Ohrkapsel zugewendet, Fig. 2 und 4, Taf. 2 und 4). Die letztgenannte ist, wie die ihr entsprechende Fissura metotica, schräg gestellt, und zwar schräg von vorn medial nach hinten lateral, weil der Occipitalpfeiler medialwärts, d. h. gegen das Cavum cranii hin, weiter vorspringt als die ihm benachbarten Teile der Ohrkapsel (besonders der hinteren Kuppel derselben), was auch Nick bei seinem Materiale beobachtet hat (l. c., p. 85).

An der Grenze zwischen anterolateraler und basaler Fläche des Pfeilers entspringt ein starker, breiter, orocaudalwärts ausgedehnter Höcker (Fig. 3 und 4, Taf. 3 und 4), welcher lateralwärts gerichtet ist und sich einem nach hinten und etwas medialwärts gerichteten starken Höcker der Ohrkapsel, dem Processus paroticus, von unten her anlegt (Fig. 4, Taf. 4), von demselben aber natürlich durch einen Teil der Fissura metotica getrennt bleibt. Auch dieses hat bereits Nick gesehen. Dieser seitliche Höcker des Occipitalpfeilers (er möge Processus lateralis heißen) liegt dem seitlichen Fortsatze des knöchernen Exoccipitale zugrunde, welcher sich dem Opisthoticum an der medialen Seite anlegt.

Die Fissura metotica ist, wie schon bemerkt, schräg gestellt, von vorn medial nach hinten lateral, und in der Hauptsache gelegen zwischen Ohrkapsel, welche ihre vordere laterale, und Occipitalpfeiler,

welcher ihre hintere mediale Wand bildet; nach oben zu außerdem noch ein wenig zwischen Occipitalpfeiler und Tectum cranii; nicht aber auch unten zwischen Ohrkapsel und Basalplatte. Sie ist in ihrem oberen, dorsalen Teile ein ganz schmaler Spalt, in ihrem unteren Teile dagegen breiter, dazu länglich oval und schräg nach vorn medialwärts gerichtet. Durch diesen letzten Teil treten aus dem Cavum cranii aus der Nervus Accessoriovagus und eine Vene. Letztere liegt dabei caudal und zugleich etwas lateral von dem Nerven und mündet, gleich außerhalb des Schädels, in eine größere, laterodorsal vom Vagusganglion gelegene Vene ein, welche ihren Hauptzufluß von der von vornher kommenden, dorsal über die Bicolumella auris hinweg caudalwärts verlaufenden Vena capitis lateralis erhält. In diesem vorderen unteren Abschnitte ist die Fissura metotica, soweit sie nicht von dem Nerven und der Vene eingenommen wird, mit Bindegewebe ausgefüllt. Der dorsale spaltförmige Teil dagegen ist in der Hauptsache ausgefüllt von einem vorknorpelähnlichen Gewebe, und nur an wenigen Stellen liegt typisches Bindegewebe.

Das Foramen occipitale magnum ist etwa fünfeckig, wie Gaupp auch für *Lacerta* angibt (1900, p. 444); Kunkel sagt für *Emys* sechseckig. Der Höhendurchmesser ist kaum (nur wenige Millimeter) größer als der Breitendurchmesser. Die Wände bezw. Ränder werden gebildet: ventral von der Basalplatte, lateral beiderseits von der Pila occipitalis, dorsal von dem annähernd bogenförmig ausgeschnittenen caudalen Rande des Tectum cranii. — Die untere Hälfte des Foramen ist annähernd senkrecht gestellt (Fig. 1, Taf. 1), die obere dagegen schräg, von vorn unten nach hinten oben. Das kommt daher, daß das Tectum cranii, mit seinem caudalen Teile, caudalwärts viel weiter vorspringt als der caudale Rand der Pilae occipitales und der Basalplatte, so daß der Rand des Tectum, etwa vom oberen Ende der Pilae an, schräg nach hinten dorsalwärts aufsteigt, bis sich die beiderseitigen Ränder am hintersten, in zwei kleine Zipfel gespaltenen Ende treffen (Fig. 4 und 2, Taf. 4 und 2). Es bildet also der Rand des Foramen magnum als Ganzes einen Winkel, und zwar einen caudalwärts offenen stumpfen (Fig. 1, Taf. 1). — Da die Pilae occipitales dorsalwärts nicht in das Tectum übergehen, so muß jede Fissura metotica, im Bereiche der Spitze des Occipitalpfeilers, mit dem Foramen occipitale magnum zusammenhängen, wobei natürlich von dem die Fissura ausfüllenden Gewebe abgesehen ist.

Bei dem reifen Embryo ist die Verknöcherung der Ossa occipitalia in vollem Gange. Die Occipitalpfeiler liefern die Grundlage der beiden Exoccipitalia, in welche auch die Canales Hypoglossi einbezogen werden; das Tectum die Grundlage für das Supraoccipitale, die Basalplatte für das Basioccipitale. Bei allen sehe ich auf dieser Stufe nur perichondrale Knochenlamellen, nicht auch schon endochondrale Verknöcherung; der Knorpel ist noch nirgends zerstört, an manchen Stellen aber seine Zellen bereits in Vergrößerung begriffen. Am Exoccipitale und Supraoccipitale liegen auf beiden Seiten des Knorpels, der Außen- und Innenseite, Knochenlamellen Am Basioccipitale kann ich nur auf der äußeren (basalen) Seite Knochen erkennen. — Auffallend ist schon jetzt die starke chondrifugale Entwicklung und Ausbreitung der perichondralen Knochenlamellen, namentlich auf der Außenseite, eine Erscheinung, welche bereits Goette (1899) an den Wirbeln und Rippen der *Imbricata* festgestellt hat, dann, an den Schädelknochen, Gaupp (1905/06) für *Chelone viridis*, ich (1910, Anat. Anz., Bd. 36, p. 86) für *Imbricata*, Nick neuerdings (1912, p. 85), unter Betonung des Gegensatzes zu *Chelydra* (bei welcher also diese Erscheinung offenbar fehlt), für *Midas* und *Dermochelys*. Die Erscheinung ist wichtig: sie hat nicht das geringste mit Deckknochen zu tun.

Auffallend finde ich beim reifen Fetus das Verhalten des dorsalen Teiles der Fissura metotica, soweit sie zwischen dem Processus paroticus der Ohrkapsel und dem Occipitalpfeiler gelegen ist. Hier ist sie eigentlich fast ganz geschwunden, und zwar dadurch, daß der Occipitalpfeiler und die Ohrkapsel, bezw. deren Processus paroticus, fest aneinandergepreßt erscheinen und das eingeschobene, sehr schmale Gewebe den Eindruck macht, als sei es noch unverknorpeltes chondroblastisches Gewebe; Vorknorpel, ja fast Jungknorpel. Ja, an einigen Stellen hat man den Eindruck, als ginge das Knorpelgewebe des Processus paroticus in dasjenige des Pfeilers über, d. h. den Eindruck einer knorpeligen Verbindung und Verwachsung beider. Dies letzte trifft insbesondere

für die hinterste Stelle der Berührung beider Teile am unteren Rande zu, also das äußerste Ende des Processus paroticus. In der Lagerung der Knorpelzellen kommt zwar eine Grenze einigermaßen zur Geltung, aber ein zwischengeschobenes nichtknorpeliges Gewebe kann ich hier nicht sehen. Jedenfalls ist die innige Verbindung sehr auffallend, vor allem dadurch, daß sie, an bestimmten Stellen, durch ein Gewebe geschieht, welches sicherlich kein Bindegewebe ist. Es befinden sich also hier die ontogenetischen Vorgange auf dem Wege zu einer kontinuierlichen knorpeligen Verbindung. — In dem zwischen Tectum cranii und oberem Abschnitte des Occipitalpfeilers gelegenen Teile der Fissur liegt typisches straffes Bindegewebe; in dem untersten, weiten Teile, in welchem der Vagoaccessorius und die Vena jugularis austreten, caudal straffes, im Bereiche der Nerven und der Vene aber mehr lockeres Bindegewebe. — Bei der Verknöcherung wird offenbar der dorsale Teil der Fissur ausgemerzt und zur Knochengrenze bezw. Naht zwischen Exoccipitale einerseits und Supraoccipitale und Opisthoticum andererseits umgewandelt; der ventrale Teil dagegen bleibt erhalten als Foramen jugulare (anterius), als Durchtrittsloch für die genannten Nerven und Vene.

3. Regio otica.

Die Teile derselben werden dargestellt: lateral durch die Ohrkapsel, basal (ventral) durch Abschnitte der Basalplatte, und zwar den größten Teil derselben, dorsal und dorsolateral durch solche des Tectum cranii (vergl. Fig. 1, 2 und 4, Taf. 1, 2 und 4).

Die Ohrkapsel erstreckt sich, wie immer, von der Fenestra prootica bis zur Fissura metotica, vom Ganglion Trigemini bis zum Ganglion Vagi. Sie geht basal (ventromedialwärts) kontinuierlich in die Basalplatte über, dorsal, an einer bestimmten Stelle, nämlich im caudalen Teile (Fig. 1, Taf. 1), ins Tectum cranii.

Die Basalplatte habe ich im wesentlichen schon beschrieben. Im Bereiche der otischen Region besitzt sie die Fenestra basicranialis postica (Fig. 2 und 3, Taf. 2 und 3). An der vorderen oberen Ecke begrenzt sie die große Fenestra prootica, deren unteren Rand bildend. In die Ohrkapsel geht sie über vor und hinter der Durchtrittsstelle des Facialis (VII in Fig. 2, Taf. 2), welche auf der Innenseite beginnt im vorderen unteren Winkel einer größeren, vertieften Nische, welche Nick Fossa acusticofacialis genannt hat, weil in ihr, außer dem Facialis, auch Teile des Acusticus die innere Öffnung ihres Durchtrittskanales haben. Die nach vorn (rostral) vom Facialiskanal gelegene Verbindung zwischen Ohrkapsel und Basalplatte ist die präfaciale, die caudal von demselben gelegene die postfaciale basicapsuläre Commissur Gaupp's (1900, p. 446). Die präfaciale Commissur beginnt in der unteren laterocaudalen Ecke der Fenestra prootica, wenig entfernt vom Abducenskanal und etwas nach vorn von der Ebene des äußersten vorderen Endes der Ohrkapsel, der Cupula anterior derselben, und geht über in den ventral-medialen Rand des allervordersten, den vordersten Abschnitt des Utriculus und (darüber) des vorderen (sagittalen) Bogenganges enthaltenden Teiles der Kapsel, nur ganz wenig caudal von der Ebene des vordersten Endes der Cupula anterior. Die Ohrkapsel springt daher vorn lange nicht so frei und in dem Maße vor, wie es Gaupp für *Lacerta* beschrieben hat. Die postfaciale Commissur ist, in sagittaler Richtung, viel ausgedehnter als die präfaciale und erstreckt sich caudalwärts bis an das vordere, ventrale Ende der Fissura metotica (Fig. 2, Taf. 2). In ihrem Bereiche springt, wie schon erwähnt, die Ohrkapsel stark gegen die Basalplatte medialwärts vor (Fig. 2, Taf. 2); es ist derjenige Teil der Kapsel, welcher den Sacculus und die Lagena enthält, also die Pars cochlearis. Der stärkste Teil des Vorsprunges liegt zwischen dem hintersten (caudalen) Acusticusloch (VIII_3) und dem inneren Glossopharyngeusloche (IX), beide ins Innere der Ohrkapsel führend. Die Basalplatte ist auf ihrer oberen Seite (vom Cavum cranii aus gesehen), im Bereiche der otischen Region, nicht horizontal gelagert, etwa wie in der Occipitalregion, sondern bereits von der Gegend der Chorda an ansteigend, und zwar in leicht konkavem Bogen.

Die Ohrkapsel ist, in sagittaler Richtung, langgestreckt, ihre Längsachse nahezu (nicht ganz) sagittal gestellt: ihr vorderes Ende (Cupula anterior) ragt lateralwärts ein klein wenig weiter vor als ihr hinteres.

Ihr vorderer Abschluß ist ausgesprochen kuppelförmig, ihr hinterer kaum (Fig. 1, Taf. 1). Auf ihrer Oberfläche sind deutlich einige Wülste und Vorsprünge zu erkennen, welche Teilen des Labyrinthes entsprechen, wenngleich in diesem Punkte *Chelone imbricata* den Verhältnissen, wie sie Gaupp für *Lacerta* beschrieben (l. c., p. 450) und bildlich dargestellt hat (Fig. 3, Taf. 42 und 43, l. c.), offenbar nachsteht. Deutlich ist sowohl von außen (Fig. 1, Taf. 1) wie von innen (Fig. 2, Taf. 2), am besten aber von außen, die dem vorderen (sagittalen) Bogengange entsprechende, längs des dorsalen Randes der Kapsel verlaufende Prominentia semicircularis anterior zu sehen. Sie endigt auf der äußeren Oberfläche der Kapsel hinten, caudal von der Mitte der Längsachse der Kapsel, in einer tiefen, etwas schräg von vorn und lateral her eingesenkten Grube der oberen lateralen Kapselwand (Fig. 1, Taf. 1). Vorn geht sie hervor aus dem dorsocaudalen Teile einer mächtigen, auch stark lateralwärts vorspringenden Anschwellung, welche rostral mit der Cupula anterior endigt und im Innern vor allem die Ampulle des vorderen Bogenganges, unterhalb derselben auch noch Teile des Utriculus beherbergt. Ungefähr parallel der Prominentia semicircularis anterior und nach unten von ihr sieht man auf der Außenseite, im dorsolateralen Abschnitte, die Prominentia semicircularis lateralis, welche dem lateralen Bogengange entspricht; sie ist weniger deutlich als die erste. Caudal von der vorhin genannten Grube sieht man den Wulst des hinteren Bogenganges, die Prominentia semicircularis posterior. Auf der Innenseite des Schädels fallen, neben der Prominentia semicircularis anterior s. superior, die Prominentia cochlearis und die nur schwach ausgeprägte Fossa subarcuata auf (Fig. 2, Taf. 2). Daß an der Unterseite der Basalplatte eine Vorwölbung durch die Pars cochlearis bedingt wird (Torus cochlearis), habe ich oben schon gesagt. Damit habe ich diejenigen durch Teile des Labyrinths hervorgerufenen Wülste und Vorsprünge genannt, welche wirklich deutlich zu erkennen sind. Die übrigen, welche Gaupp noch für *Lacerta* beschrieben hat, sind größtenteils auch da, aber meistens doch ganz undeutlich.

Foramina finden sich folgende an der Ohrkapsel:

a) In der medialen (Innen-)Wand (Fig. 3, Taf. 3): 1. vorn, im Bereiche der Fossa acusticofacialis, zwei Acusticuslöcher und gleich dahinter, caudalwärts davon, aber schon außerhalb der Fossa, noch ein drittes Acusticusloch. Es sind also bei *Imbricata* drei Acusticuslöcher vorhanden, wie ich an vier Serien feststellen kann. Gaupp hat (1905/06) für *Chelone viridis*, Nick für *Midas* sowie *Dermochelys* (l. c., p. 90) nur zwei gefunden; bei *Chelydra* dagegen sind nach dem letzten Autor drei vorhanden. Kunkel gibt für *Emys* zwei an. Bei *Podocnemis*-Embryonen (8,1 mm Msl) finde ich drei. Wie gesagt: bei *Imbricata* sind bestimmt drei Löcher vorhanden[1]. Die beiden vordersten liegen im Bereiche der Fossa acusticofacialis, in rostrocaudaler Richtung hintereinander und zugleich in dorsoventraler Richtung etwas untereinander und außerordentlich dicht beieinander. Das vorderste der beiden ist wesentlich größer als das hinterste; dieses ist sehr klein, in der Serie oft nur 1—2 Schnitte (von je 45 μ Dicke) einnehmend; die beide trennende Brücke ist sehr dünn, etwa zwischen 45—90 μ dick. — Es kann kein Zweifel sein, daß diese beiden vordersten, in der Fossa acusticofacialis gelegenen Löcher (Foramen acusticum anterius et medium) zusammen dem einzigen bei *Midas* von Nick und Gaupp an der gleichen Stelle beobachteten Loche entsprechen, sowie den zwei vordersten, nach Nick ebenfalls dicht beieinanderliegenden von *Chelydra*[2]. Durch das vorderste der beiden Löcher (Foramen acusticum anterius) tritt die Hauptmasse des Ramus anticus (Ramus vestibularis) des Acusticus hindurch und geht sofort, nach oben hin, in laterodorsalwärts gerichtetem Bogen zum Utriculus und zur vorderen Ampulle und sendet dann noch, entlang der Innenseite der lateralen Wand des Vestibulums, einen Ast caudalwärts zur Ampulle des lateralen (horizontalen) Bogenganges; durch das hinterste der beiden, das sehr kleine Foramen acusticum medium, geht ein Seitenzweig des Ramus vestibularis und gelangt, in horizontaler Richtung lateral-

[1] Auf der einen Seite meines Modellembryos scheinen sogar 4 vorhanden zu sein, 3 im Bereiche der Fossa acusticofacialis, 1 großes und 2 winzig kleine. Doch bin ich über diesen Punkt in der etwas beschädigten Serie nicht ganz ins reine gekommen.

[2] Auch bei *Macroclemmys* sind, nach Siebenrock (1897, p. 270), drei Acusticuslöcher vorhanden.

wärts verlaufend, an die vordere Seite des Sacculus (Ramus sacculi anterior, Retzius 1884, p. 24). — Das dritte Acusticusloch, Foramen posterius n. acustici, ist das größte von den dreien, liegt außerhalb der Fossa acusticofacialis, caudal und zugleich ein gut Stück ventral von den beiden vorderen Foramina (Fig. 2, Taf. 2, VIII_3), und führt den Ramus posticus s. cochlearis N. acustici hindurch und bringt denselben, bezw. sein Ganglion, sofort an den vorderen Abschnitt der medialen Seite des Sacculus, an welcher er entlang caudalwärts verläuft, schließlich nach unten zur Lagena starke Teile schickt und zuletzt, caudal, mit einem Aste die Ampulle des hintersten Bogenganges versorgt[1].

Wie Nick (p. 92) hervorhebt, liegt in dem halberwachsenen Kopfe von *Chelydra* das Foramen posterius n. acustici im Bereiche der knorpeligen Vestibularwand am Hinterrande des Prooticums; und hier fand er an einem macerierten, etwas größeren Schädel eine Incisur am Prooticum. Ich kann das letzte für den macerierten Schädel einer erwachsenen *Chelone midas* bestätigen, an welchem ich, auf beiden Seiten, eine ähnliche Incisur am Prooticum finde, welche auch hier dem hinteren Acusticusloche angehören dürfte. Ich möchte noch hinzufügen, daß an dem gleichen Schädel das Foramen acusticum anterius, welches, gemeinsam mit dem Facialisloche, ganz im Bereiche des Prooticums liegt, durch je eine leichte Einziehung vom dorsocaudalen und ventrorostralen Rande her eine Gliederung in zwei Abschnitte, einen dorsoanterioren und einen ventrocaudalen, erkennen läßt. Es kann darin vielleicht eine Vorstufe zur Zerlegung des Loches in zwei Löcher erblickt werden, so wie ich es bei den Embryonen der *Imbricata* ja in der Tat finde. Allerdings kann ich nicht sagen, wie die Dinge am erwachsenen knöchernen Schädel der *Imbricata* liegen, ob hier auch zwei vordere, vollständig voneinander getrennte Foramina acustica vorhanden sind, oder ob die beiden embryonal vorhandenen Löcher, etwa durch Reduktion der sie trennenden embryonalen Knorpelbrücke, zu einem Loche zusammengeflossen sind. In meiner Serie von dem reifen Fetus kann ich die Sache auch nicht entscheiden, da hier noch keine Verknöcherung an dieser Stelle vorhanden ist.

Es fragt sich nun, was das Primäre, was das Sekundäre sei: das Vorhandensein von zwei oder von drei Foramina acustica. Bei *Hatteria* (Schauinsland) und *Lacerta* (Gaupp) sind nur zwei Foramina vorhanden, ein vorderes und ein hinteres. Das vordere entspricht wohl zweifellos den beiden vordersten der *Chelone imbricata* und der *Chelydra serpentina* zusammen. Bei *Emys*, *Dermochelys* und *Chelone midas* sind, nach den angeführten Autoren, nur je zwei Foramina da. Aus diesen Tatsachen darf man vielleicht schließen, daß die Anwesenheit von drei Foramina nicht nur die höhere Spezialisierung, sondern auch den sekundären Zustand darstellt. Vielleicht darf man seine Genese in Zusammenhang bringen mit einer Differenzierung des Nervus Acusticus: indem sich von dem vorderen Aste desselben, dem Nervus vestibularis, vielleicht bedingt durch Wachstumsverschiebungen innerhalb des häutigen Labyrinthes, der Ramus sacculi anterior schärfer sonderte und von jenem etwas entfernte, so daß beide in verschiedene Gegenden des einheitlichen größeren, ihnen beiden gemeinsamen Loches zu liegen kamen, war die Möglichkeit gegeben, daß sich zwischen beiden Teilen des Nerven, vom Rande des ursprünglich einheitlichen Foramens aus, eine Knorpelbrücke bildete und so das Loch in zwei völlig voneinander getrennte Löcher zerlegte. Das Foramen medium wäre danach ebenfalls ein Abkömmling des ursprünglich einheitlichen Foramen anterius. Es läge hier ein Prozeß progredienter phylogenetischer Differenzierung vor. Ich neige zu dieser Auffassung hin. — Wäre das Vorhandensein von drei Foramina das Ursprüngliche gewesen, so wäre der Zustand mit nur zwei Foramina dadurch aus jenem abzuleiten, daß man eine Reduktion der schmalen Brücke zwischen Foramen anterius und medium und so ein Zusammenfließen beider Foramina zu einem Loche annähme.

2. Etwa in der Mitte der medialen Ohrkapselwand, in halber Höhe und ungefähr der Mitte ihrer Längslinie entsprechend, befindet sich, oberhalb eines stärkeren Vorsprunges der Kapselwand, das Foramen

[1] Das Nähere über das Verhalten der Zweige des Acusticus siehe bei Hasse (1873a) und Retzius (1884, p. 3—30), deren Beobachtungen ich an meinen Präparaten in allem wesentlichen bestätigt finde.

endolymphaticum, welches sich hauptsächlich in der Richtung nach oben zu öffnet (Fig. 2, Taf. 2). Durch dasselbe tritt der Ductus endolymphaticus aus der Ohrkapsel ins Cavum cranii über. Nick gibt für *Dermochelys*, *Chelone midas* und *Chelydra* an, daß auch kleine Venen durch das Foramen austräten. Ich kann dieses für *Imbricata* in meinen Serien jedenfalls nicht mit Sicherheit feststellen, glaube auch nicht, daß es statthat.

3. Ich finde nach oben und zugleich etwas nach vorn von dem Foramen endolymphaticum ein kleines Gefäßloch, welches auch Gaupp (1905/06, p. 788) bei *Chelone viridis* gesehen hat, dagegen von Nick an seinem *Chelone*-Embryo nicht gefunden worden ist (p. 92). Dafür beschreibt Nick auf der einen (linken) Seite des betreffenden Embryos ein kleines Gefäßloch zwischen dem Foramen endolymphaticum und dem Foramen internum nervi glossopharyngei; an dem erwachsenen Schädel von *Midas* aber fand er ähnliche Verhältnisse, wie von Gaupp für *Viridis* und von mir hier für *Imbricata* angegeben. Bei *Imbricata* finde ich dieses Loch auch beim reifen Fetus an der typischen, am Modell dargestellten Stelle. Durch dasselbe kann ich an dem meinem Modelle zugrunde liegenden Embryo mit Sicherheit erkennen nur den Eintritt einer kleinsten Arterie aus dem Cavum cranii in das Innere der Ohrkapsel, woselbst sie alsbald in einen vorderen und hinteren Ast zerfällt.

Bei jüngeren Embryonen, von etwa 8,5 mm Msl, finde ich, an der in Rede stehenden Stelle, eine einzige, größere Lücke im Knorpel, durch welche ventrocaudal der Ductus endolymphaticus hindurchtritt, anterodorsal die genannte kleinste Arterie und dazwischen kleine Venen. Die Trennung in zwei Löcher, das Foramen endolymphaticum und ein Gefäßloch, geschieht also ontogenetisch sekundär.

Bei der erwachsenen *Dermochelys* fehlt, nach Nick, sowohl ein entsprechendes Gefäßloch wie ein Foramen endolymphaticum. Nick schreibt (a. a. O., p. 92), daß bei Embryonen der *Dermochelys* und *Chelonia* der Ductus endolymphaticus die Knorpelwand nur noch gerade durchbräche und dann an der Dura mater oder sogar schon am Perichondrium endige, d. h. eine Fortsetzung des Ductus „in einen Saccus endolymphaticus zwischen Dura mater und Gehirnhöhle" nicht vorhanden sei. Doch will er dies nicht endgültig entscheiden. Für *Chelone imbricata* träfe eine solche Vermutung jedenfalls nicht zu: ich finde hier, auf dem Stadium meines Modelles, sowie in drei weiteren Serien, jederseits, vom Foramen endolymphaticum ausgehend, eine lange, zum allergrößten Teile hohle, caudalwärts gerichtete Fortsetzung des Ductus, welche sich, zwischen Dura und Schädel, caudalwärts bis ins Gebiet des hinteren oberen Endes der Fissura metotica erstreckt und, etwas dorsal von demselben, über dem Nachhirndache, im Bereiche eines ausgedehnten Venenplexus, blind endigt. Die Dinge liegen im wesentlichen genau so, wie von Nick für *Chelydra* beschrieben. Ich muß allerdings hervorheben, daß in dreien der eben genannten Serien regelmäßig gleich hinter dem Durchtritt des Ductus durch das Foramen die Wände des Ganges so dicht aufeinandergepreßt sind, daß ein Lumen nicht zu erkennen ist; erst weiterhin tritt dies allmählich wieder in Erscheinung. Aber an der Kontinuität kann nicht der geringste Zweifel sein. In der vierten Serie (Embryo von 8,5 mm Msl), welche dem jüngsten Embryo unter den vieren angehört, fällt auch diese Erscheinung fort: das Lumen ist in allen Schnitten offen und leicht zu erkennen, auch an der fraglichen Stelle, an welcher es auch hier übrigens etwas zusammengedrückt erscheint. — Ich muß also, in dem Vorhandensein eines Saccus endolymphaticus und seines Zusammenhanges mit dem Ductus endolymphaticus auch bei *Chelone* (für *Chelydra* beschreibt auch Nick es so, p. 93), Hasse (1871/73 b) bestätigen. Ein Gegensatz zwischen *Chelone* und *Chelydra*, wie ihn Nick vermutet (p. 93), besteht also nicht. — Ich füge noch hinzu, daß ich auch bei *Podocnemis*-Embryonen einen gut entwickelten Saccus endolymphaticus, in Zusammenhang mit dem Ductus, in meinen Serien sehe.

4. Schließlich ist an der medialen Seite noch das Foramen internum nervi glossopharyngei zu nennen. Dasselbe liegt von allen bisher genannten Löchern am meisten ventral (nach unten) und caudal; nach vorn und etwas nach oben von dem vorderen Ende der Fissura metotica, nahe am hinteren Ende der Pars cochlearis capsulae. Der Glossopharygeus tritt hier ins Innere der Ohrkapsel, ins Vestibulum, ein, durchquert dann das-

selbe, in nahezu frontaler Ebene, in lateralwärts und schräg nach unten und ein ganz klein wenig caudalwärts gerichtetem, unmittelbar caudal hinter dem Sacculus (und der Lagena) und nach vorn von der Ampulle des hintersten Bogenganges (beim reifen Fetus unmittelbar hinter dem Ductus perilymphaticus) vorbeiführendem Verlaufe, um schließlich durch das (tiefer gelegene) Foramen glossopharyngei externum in der lateralen Wand aus dem Labyrinth wieder auszutreten. — Der Verlauf des Nerven bei den Schildkröten durch die Ohrkapsel ist schon seit Bojanus (1819, p. 34 und 35[1]) bekannt. — Sehr eigentümlich finde ich die fraglichen Verhältnisse in zwei Serien von *Podocnemis*-Embryonen: Hier liegen das Foramen internum und externum des Glossopharyngeus, am ventral medialen Teile der Ohrkapsel, ganz dicht beieinander, so dicht, daß von einem richtigen Verlauf innerhalb des Vestibulums kaum geredet werden kann; der Nerv tritt ein und sofort, an unmittelbar benachbarter Stelle, wieder aus; die trennende Knorpelbrücke zwischen den zwei Foramina ist ganz klein. Nähere Beziehungen zu Teilen des häutigen Labyrinthes, wie oben für *Chelone* angegeben, hat hier der Nerv auch nicht. — Es liegt hier, bei *Podocnemis*, ein Merkmal vor, welches entweder als Etappe zum gänzlichen Ausscheiden des Nervenverlaufes aus der Ohrkapsel zu deuten ist, oder als eine solche auf dem Wege einer umfangreicheren Aufnahme des Nerven in die Kapsel. Die Entscheidung dieser Frage hängt davon ab, wie man die Tatsache des Verlaufes des Glossopharyngeus durch die Ohrkapsel hindurch auffaßt: ob als primitives Merkmal oder nicht. Nick (l. c., p. 88, Fußnote 2) hält es, auf Grund der Angabe Gegenbaurs (1872, p. 45), daß auch bei manchen Selachiern ein ähnliches Verhalten des Glossopharyngeus vorkommt, für möglich, daß der Verlauf des Nerven durch die Ohrkapsel bei Schildkröten ein primitives Merkmal sei. Ich füge hinzu, daß, nach Veit (1907, p. 187), auch bei *Lepidosteus* der Nerv seinen Verlauf durch die Ohrkapsel hindurch nimmt. Das wäre also der Vermutung Nick's nicht ungünstig. Indessen: es könnte in allen diesen Fällen Konvergenz vorliegen. Dies wäre wohl durch die Entwicklungsgeschichte festzustellen. Ich möchte daher die Entscheidung dieser Frage, vor allem auch ob die Verhältnisse der Schildkröten als primitiv zu beurteilen sind oder nicht, von den Ergebnissen der vergleichenden Entwicklungsgeschichte abhängig machen. Aber darin möchte ich ein ursprüngliches Verhalten erblicken, daß der Nerv nicht gemeinsam mit dem Vagus, sondern getrennt von demselben, verläuft und austritt; fraglich erscheint mir nur noch, ob dann gerade der Verlauf durch die Ohrkapsel hindurch primitiv ist.

b) In der lateralen Wand: die Fenestra vestibuli (ovalis) und das Foramen glossopharyngei externum.

Die Fenestra vestibuli (Fig. 3, Taf. 3) ist eine etwas in die Länge gezogene, ovale Öffnung, mit größtem Durchmesser in orocaudaler Richtung, welche sich auf der Außenseite der Pars cochlearis capsulae, weit unten, dicht oberhalb der Prominentia cochlearis und unterhalb der Prominentia semicircularis lateralis, auf die Längsachse der Kapsel bezogen: ungefähr in der Mitte befindet und dem Sacculus des häutigen Labyrinthes gegenüberliegt. Sie wird, am Modelle, von unten her teilweise verdeckt, und zwar durch den hintersten Teil der Crista pterygoidea in geringerem, durch den caudalen Teil des Pterygoids in etwas größerem Maße; und dient zur Aufnahme der Fußplatte des medialen Abschnittes der Bicolumella (Columella) auris, des Otostapes s. Stapes.

Gleich caudalwärts hinter der Fenestra vestibuli, ein wenig ventral zu ihr gelegen, etwa in der Mitte zwischen ihrem caudalen Rande und dem vorderen Ende der Fissura metotica, rostrodorsal von dem letzteren, befindet sich das Foramen glossopharyngei externum, welches, wie schon erwähnt, etwas weiter nach unten zu (ventralwärts) und zugleich auch ein wenig weiter caudalwärts gelegen ist als das entsprechende Foramen internum. Mit der Fissura metotica hat es nichts zu tun und öffnet sich auch nicht gegen dieselbe hin oder gar in dieselbe hinein, wie es Nick (l. c., p. 86) für die von ihm untersuchten Formen angibt.

c) An der unteren Seite (Fig. 3, Taf. 3), am caudalen Rande der Pars cochlearis, dicht oberhalb des Tuber basioccipitale, unterhalb des Foramen glossopharyngei externum und nahezu in gleicher Frontal-

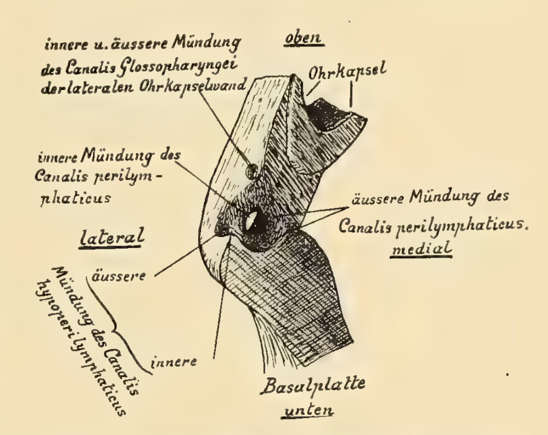
[1] Explicatio tabulae undecimae. Figura 28 B et figura 29.

ebene mit diesem, etwas nach vorn von dem vorderen Ende der Fissura metotica, liegt, in einer tiefen Grube, welche der Stelle des Recessus scalae tympani entspricht, eine ziemlich große, ovale, schräg von dorsal und lateral nach ventral und medial gestellte, caudal- und zugleich lateralwärts gerichtete Öffnung, welche bei dem Embryo meines Modelles die einheitliche äußere Öffnung eines in der Tiefe, durch eine schmale, horizontal und quer gestellte Knorpelbrücke, in zwei, im allgemeinen in dorsoventraler Richtung übereinander gelegene Gänge zerlegten Kanales ist, dessen beide Abteilungen ins Innere der Ohrkapsel führen. Der dorsale Gang führt später (beim reifen Fetus) den Ductus perilymphaticus und ist also der Canalis perilymphaticus, der ventrale der von Nick entdeckte und benannte Canalis hypoperilymphaticus.

Des näheren verhalten sich die beiden Gänge folgendermaßen:

Beide münden im Inneren der Ohrkapsel; an meinem Modelle aber nicht in einer gemeinsamen Nische, wie Nick (p. 87) für sein Material angibt, sondern getrennt: der Canalis hypoperilymphaticus in der laterocaudalen unteren Ecke der Pars cochlearis capsulae, unmittelbar caudal und (natürlich) nach unten von der Lagena; der Canalis perilymphaticus dorsal, medial und caudal von der Mündung des ersten.

Die äußere Öffnung (Fig. 3, Taf. 3) liegt, wie gesagt, in einer tiefen Grube (Recessus scalae tympani) über dem Tuber basioccipitale. Ihre mediale Wand, zugleich die mediale Wand der Grube, befindet sich in gleicher Sagittalebene mit dem vorderen Ende der Fissura metotica, so daß der dorsale Teil der Grube mit demjenigen Teil des Foramen, welcher dem Canalis perilymphaticus entspricht, gleichsam wie eine rinnenförmige Fortsetzung der Fissura metotica nach vorn erscheint.



Textfig. 7. Die Gegend des Recessus scalae tympani, d. h. der äußeren Mündungen der Canales perilymphaticus et hypoperilymphaticus, eines Embryos der *Chelone imbricata* mit 10,7 mm Msl, in caudaler und zugleich etwas lateraler Ansicht; nach einem bei 25facher Vergrößerung hergestellten Plattenmodelle. Der Recessus scalae tympani ist die tiefe Grube, in welcher die äußeren Öffnungen der beiden Kanäle ausmünden. Die Öffnung des Canalis perilymphaticus schaut unmittelbar caudalwärts, diejenige des Canalis hypoperilymphaticus mehr lateralwärts.

Der Canalis perilymphaticus ist ganz kurz und verläuft direkt in rostrocaudaler Richtung, in der Richtung nach dem vorderen Ende der Fissura metotica hin. Seine Öffnung liegt aber etwas nach vorn von demselben, so daß sich also der Kanal nicht unmittelbar in die Fissur hinein öffnet.

Der Canalis hypoperilymphaticus verläuft von seiner inneren Mündung an zunächst etwas abwärts (ventralwärts), dann caudal- und zugleich lateralwärts. Seine äußere Mündung schaut demgemäß nicht nur nach hinten, sondern vor allem auch seitlich, lateralwärts, ähnlich wie das in geringer Entfernung über ihr gelegene Foramen glossopharyngei externum (Textfig. 7, p. 71). Da der Kanal, wie schon erwähnt, seine innere Mündung etwas weiter nach vorn hat als der Canalis perilymphaticus und zudem auch außen etwas weiter nach vorn mündet als dieser, so liegt er als Ganzes nicht nur nach unten (ventral) und lateral, sondern zugleich auch etwas nach vorn (rostral) von dem dorsalen Kanale, also dem Canalis perilymphaticus. So ist es wenigstens bei den jüngeren Embryonen von 8,5—10,4 mm Msl und noch auf dem Stadium meines Modelles. Beim reifen Fetus sind die topographischen Beziehungen, wenn auch nicht im Prinzip, so doch im einzelnen, etwas verändert, was vor allem mit der Massenzunahme der die beiden Kanäle trennenden Knorpelbrücke zusammenhängt.

In allen mir vorliegenden Serien aus dem reifen Knorpelstadium finde ich in dem Canalis hypoperilymphaticus nur Bindegewebe. Nur beim reifen Fetus hat man in mehreren Schnitten der Serie den Eindruck, als läge der Querschnitt eines winzigen gefäßartigen Gebildes inmitten des Bindegewebes. Doch kann ich dies nicht als sicher behaupten, da die Konservierung nicht ganz einwandfrei ist. Das Bindegewebe ist bei jüngeren Embryonen ziemlich straff, beim reifen Fetus wesentlich lockerer.

In dem Canalis perilymphaticus ist bei jüngeren Embryonen (8,5—10,4 mm Msl) und auch noch auf dem Stadium meines Modelles von dem Ductus perilymphaticus noch nichts zu sehen; und ebenso fehlt natürlich auch noch der gleichnamige Saccus. An ihrer Stelle befindet sich Bindegewebe. Dagegen tritt durch den Kanal von außen her eine kleinste Arterie ins innere Ohr ein, und, in umgekehrter Richtung, ein hauptsächlich von der medialen Seite des Sacculus und der Lagena kommendes Venenstämmchen, lateral von der Arterie gelegen, nach außen, um sich lateralwärts mit der Vena capitis lateralis zu vereinigen, caudal vom Glossopharyngeus, unmittelbar nach dessen Austritt aus seinem Foramen externum. — Das Arterienstämmchen stammt aus einem Seitenast der Carotis interna, welcher gemeinsam mit der Arteria facialis, am laterodorsalen Umfange der Carotis, entspringt, etwa in der Frontalebene des vorderen Umfanges des Foramen perilymphaticum. Der betreffende Seitenast der Carotis wendet sich alsbald caudalwärts und teilt sich lateroventral vom Glossopharyngeusganglion in zwei Äste: einen lateralen und einen medialen. Der letzte gelangt, unmittelbar unterhalb des Ganglions und nach vorn vom peripheren Hauptaste des Nerven (IX), auf die mediale Seite des Ganglions, und zieht weiterhin, schräg medial-caudal-dorsalwärts verlaufend, an der lateralen Seite des Vagusganglions, zwischen diesem und der Vena jugularis, hin. Von diesem Aste nun geht, medial vom Ganglion des Glossopharyngeus, ein kleinstes Ästchen ab, welches schräg medial-rostral-dorsalwärts verläuft bis in die Nähe des vorderen Endes der Fissura metotica (dabei im ganzen etwas nach vorn und zugleich lateral und oben vom Vagus liegend), um dann in die tiefe Bucht des Recessus scalae tympani zu gelangen, von hier aus in die caudale (äußere) Öffnung des dorsalen Kanales, also des Canalis perilymphaticus, einzutreten, und, nach Verlassen desselben, sich medial von der beschriebenen Vene, im inneren Ohre, an die mediale Seite der Lagena zu begeben. — In der Serie des reifen Fetus kann ich weder die Arterie noch die Vene finden. Dagegen ist hier ein wohlausgebildeter, von der medialen Seite des Sacculus und der Lagena kommender Ductus perilymphaticus vorhanden, welcher durch den dorsalen Kanal (Canalis perilymphaticus) austritt und sich in einen etwas erweiterten Saccus perilymphaticus fortsetzt. Dieser verläuft, nahe der medialen (knorpeligen) Wand des Recessus scalae tympani, caudalwärts, bis lateral vom Anfange der Fissura metotica, gelangt schließlich zum Vagus, welchem er sich anlegt, und ist dann plötzlich nicht mehr nachzuweisen: er scheint blind zu endigen. Es ist zu bemerken, daß das den Vagus bei seinem Austritte umgebende Bindegewebe sehr locker ist und ebenfalls lymphatischen Charakter hat, indem es von wechselnd großen Hohlräumen durchzogen wird. In dieses lymphatische Bindegewebe ist der Saccus perilymphaticus eingebettet.

Bei einem jüngeren Embryo (6,72 mm Msl), bei welchem die Verknorpelung des Primordialskelettes noch mitten im Gange und das Skelett also noch weit entfernt ist von der Höhe seiner Entwicklung, finde ich folgendes: im Gebiete des späteren Canalis perilymphaticus ist bereits typisches embryonales Bindegewebe, welches die genannten Gefäße umschließt; der Spalt liegt aber eigentlich nicht in der Wand der Ohrkapsel selbst, sondern zwischen Ohrkapsel und Basalplatte, genauer: zwischen medialem Rande der Kapselunterwand und lateraler Fläche der Basalplatte; allerdings ist hervorzuheben, daß eine scharfe Grenze zwischen Basalplatte und Ohrkapsel nicht überall gezogen werden kann. Dieses Bindegewebe an der Stelle des späteren Canalis perilymphaticus geht dann, nach vorn zu, ununterbrochen in ein mehr vorknorpeliges Gewebe über, welches sich an der Stelle des späteren Canalis hypoperilymphaticus befindet; in dem Bereiche dieses Gewebes liegt die Lagena, welche auffallend weit nach abwärts (ventralwärts) reicht, so daß sie in manchen Schnitten der Serie nur wenig von der Ebene der ä u ß e r e n Oberfläche der Kapselunterseite nach oben zu zurückbleibt. Es ist also auf dieser Stufe, in welcher die Basalplatte und die meisten Teile der Ohrkapsel bereits knorpelig sind, noch keine scharfe Trennung, ganz besonders aber noch keine knorpelige Trennung der Stellen der beiden späteren Kanäle vorhanden; wiewohl die Stelle der späteren Trennung durch eine Knorpelbrücke schon angedeutet ist, dadurch, daß an dieser Stelle eine Verengerung, durch Vorschiebung des Jungknorpels von beiden Seiten her, vorhanden ist. Man kommt also zu der Vermutung, daß die später vorhandenen zwei Kanäle auf

eine ursprünglich einheitliche Öffnung zurückzuführen und durch sekundäre Zerlegung einer Öffnung in zwei entstanden sind. Andererseits kann man sich, bei der Betrachtung mancher Schnitte, nicht des Eindruckes erwehren, als hinge die Entstehung des vorderen Teiles der Öffnung, welche also später dem Canalis hypo-perilymphaticus entspricht, mit der außerordentlich weit nach unten vorgeschobenen Lage der Lagena zusammen. — Die dann später entstehende trennende knorpelige Brücke zwischen den zwei Kanälen ist anfangs sehr dünn und schwach, wie bei Embryonen von 8,5—10,4 mm Msl und selbst noch auf dem Stadium meines Modelles. Beim reifen Fetus aber ist sie dann wesentlich dicker; die allgemeine Topographie bleibt indessen durchaus die gleiche wie früher.

Nach dem Gesagten ist also ein typischer Canalis perilymphaticus, mit Foramen perilymphaticum, vorhanden, und Nick ist im Rechte, wenn er dies gegen Gaupp hervorhebt, welcher das Vorhandensein derselben leugnete und das (angebliche) Fehlen mit dem Verhältnis des Glossopharyngeusverlaufes zur Ohrkapsel in Zusammenhang bringen wollte (1905/06, p. 788). — Aber darin kann ich Nick nicht ganz zustimmen, daß er (p. 88) sagt, die Verhältnisse um den Recessus scalae tympani lägen bei *Chelone midas*, *Dermochelys* und *Chelydra* genau so wie bei *Lacerta* (ausgenommen das Verhalten des Glossopharyngeus); jedenfalls nicht für *Imbricata*. Denn für diese finde ich, an meinem Modelle und in meinen Serien, doch gewisse Abweichungen von *Lacerta*. Dieselben sind vor allem in folgendem gegeben: Bei *Lacerta* erstreckt sich die Fissura metotica nach vorn bis etwas vor die Ebene des vorderen Randes des Foramen perilymphaticum (Fenestra cochleae, Gaupp), und zwar so, daß das Foramen ausgesprochen lateral zu dem vordersten Teile der Fissur gelegen ist. Außerdem schaut bei *Lacerta* die Öffnung des Foramen perilymphaticum nach unten (basalwärts) und zugleich ein wenig medialwärts; die Ebene der Fenestra liegt also nahezu horizontal, lateral ein klein wenig tiefer als medial. Bei *Chelone*, wenigstens *Imbricata* (bei *Midas* dürfte es ebenso sein), endigt, wie oben dargetan, die Fissura metotica vorn bereits ein Stück weit caudal hinter dem Foramen perilymphaticum (Fig. 3, Taf. 3), und zwar so, daß die mediale Wand des Recessus scalae tympani caudalwärts in die vordere und mediale Umgrenzung des vorderen Abschnittes der Fissur ebensowohl übergeht (Fig. 3, Taf. 3) wie in die laterale. Die Öffnung des perilymphatischen Kanales (Foramen perilymphaticum) schaut caudalwärts und vielleicht etwas lateralwärts (Textfig. 7, p. 71); ihre Ebene steht senkrecht (in dorsoventraler Richtung). Die Folge dieser Unterschiede ist nun ein weiterer: während, wie es Gaupp (1900, p. 447) beschrieben hat, bei *Lacerta*, im Bereiche des Recessus scalae tympani, drei Kommunikationen bestehen, nämlich: aus der Schädelhöhe nach außen, aus der Ohrkapselhöhle nach außen, aus der Schädelhöhle in die Ohrkapselhöhle (und zwar direkt, unmittelbar), bestehen bei *Chelone imbricata* nur zwei, und nicht, wie Nick für sein Material angibt (p. 89), drei; jedenfalls nur zwei unmittelbare; nämlich: von der Ohrkapselhöhle nach außen (durch den perilymphatischen und hypo-perilymphatischen Kanal) und von der Schädelhöhle nach außen (durch den vorderen Abschnitt der Fissura metotica). Eine unmittelbare Kommunikation aber zwischen Schädelhöhle und Ohrkapselhöhle, wie bei *Lacerta*, ist nicht vorhanden, und muß fehlen, da eben das vorderste Ende der Fissura metotica ein Stück weit caudalwärts von der Öffnung des Foramen perilymphaticum zurückliegt. Schnittbilder, wie Gaupp eines, in Fig. 17 seiner Taf. 46/47 (1900), von *Lacerta* abbildet, sind daher bei *Chelone* nicht zu erhalten. Es fehlt eben der, bei *Lacerta*, wegen der längeren Ausdehnung der Fissura metotica nach vorn zu, vorhandene, unmittelbare Zusammenhang zwischen Ohrkapselhöhle und Schädelhöhle. Nur mittelbar ist derselbe gegeben, und herzustellen, indem man, vom Foramen perilymphaticum aus, zunächst ein Stück weit caudalwärts geht und dann, um den vorderen Rand der Fissura metotica herum, ins Cavum cranii eingeht. — Also genau so wie bei *Lacerta* liegen die Dinge keineswegs, wenngleich keine prinzipiellen Verschiedenheiten vorliegen dürften. — Bei *Emys* nähern sich, nach Ausweis meiner Serien, die Verhältnisse denjenigen der *Chelone*. Auch Kunkel hebt (1912 b, p. 705 und 706), in ganz ähnlicher Weise, Unterschiede gegen die *Lacerta*-Verhältnisse hervor. Doch spricht auch er von drei Kommunikationen, was ich auch bei *Emys* nur unter dem für *Chelone* gemachten

Vorbehalte tun würde. — Bei drei *Podocnemis*-Embryonen (von etwa 8,1 mm Msl und 2½ cm größter Länge, über den Rücken gemessen, aus der ersten Zeit des Knorpelstadiums des Primordialskelettes) aber finde ich die fraglichen Verhältnisse, vom Glossopharyngeus, welcher auch hier durch die Ohrkapsel seinen Weg nimmt, abgesehen, die Verhältnisse nun im wesentlichen wirklich genau so wie bei *Lacerta*: die Fissura metotica reicht so weit nach vorn (bis in die Ebene des vorderen Randes des Foramen perilymphaticum; ein Canalis hypoperilymphaticus ist nicht vorhanden), daß auch eine unmittelbare, direkte Kommunikation zwischen Ohrkapselhöhle und Schädelhöhle vorhanden ist, so wie Gaupp für *Lacerta* abgebildet hat (a. a. O.). Die Stelle dieser Kommunikation läßt verdichtetes mesenchymales Gewebe zwischen den betreffenden Knorpeln erkennen und entspricht der Apertura medialis recessus scalae tympani. Der Eindruck der Ähnlichkeit mit *Lacerta* wird dadurch vergrößert und unterstützt, daß das Foramen perilymphaticum des *Podocnemis*-Embryos nach unten schaut, wie bei *Lacerta* auch.

Wenn Gaupp (1905/06, p. 788) sagt, es läge bei den Schildkröten, gegen *Lacerta*, eine starke Einengung des Recessus scalae tympani vor, so hat er damit für *Chelone* recht; indessen wohl nicht für *Podocnemis*, wenigstens nicht für die oben angegebene, von mir geprüfte Entwicklungsstufe (8,1 mm Msl): hier erstreckt sich die Fissura metotica, mit ihrem vorderen, weiten Teile, bis zum vorderen Rande des Foramen perilymphaticum, und zwar medial vom Foramen, wie bei *Lacerta*. Die sich aufdrängende Frage, welche Verhältnisse wohl die ursprünglichen seien, diejenigen der *Podocnemis* oder die der *Chelone*, dürfte wohl zugunsten der ersten zu entscheiden sein. Es liegt also jedenfalls nicht bei allen Schildkröten eine Einengung des Recessus scalae tympani vor, zum allermindesten keine starke. Leider kann ich nicht sagen, wie sich die Dinge bei *Podocnemis* in späterem Alter verhalten.

Darin kann ich Gaupp nicht ohne weiteres zustimmen, wenn er mit der Einengung des Recessus scalae tympani, wie sie in *Chelone* ohne Zweifel vorliegt, den Verlauf des Glossopharyngeus durch die Ohrkapsel in Zusammenhang bringt und meint, unter dieser Voraussetzung ließen sich die Verhältnisse des Schildkrötenglossopharyngeus von einem Zustande wie bei *Lacerta* ableiten. Die Sache wäre erst noch genauer zu prüfen. Bei *Chelone* liegt der Austritt des Nerven aus der Ohrkapsel (Fig. 3, Taf. 3) nicht nur nach vorn und oben, sondern auch ausgesprochen lateral zum vorderen Ende der Fissura metotica; und ebenso weit lateral zum Foramen perilymphaticum. Bei *Lacerta* aber liegt die ganze Fissura metotica, vor allem aber ihr vorderster, weiter Abschnitt, der Recessus scalae tympani, medial vom Foramen perilymphaticum; und der durch den Recessus erfolgende Glossopharyngeusaustritt liegt also medial von dem Foramen und dem Ductus perilymphaticus. Denkt man sich nun in *Chelone* (Fig. 3, Taf. 3) die Fissura metotica nach vorn zu verlängert, so müßte sie natürlich, um *Lacerta*-ähnliche Zustände herbeizuführen, ebenfalls medialwärts vom Foramen perilymphaticum vorbeigeführt werden. Der Glossopharyngeus und sein Verlauf würden dadurch nicht berührt, da er eben lateral und zugleich über dem Foramen liegt, also in die medial von demselben verlängerte Fissur nicht hineinzuliegen käme. Und bei *Podocnemis* ist, meines Erachtens, wenigstens auf der mir vorliegenden Stufe, überhaupt keine Einengung des Recessus (sicher keine nennenswerte) vorhanden: der vorderste Teil der Fissura metotica ist weit, reicht weit nach vorn, viel weiter nach vorn, als der Glossopharyngeusaustritt gelegen ist, — verhält sich also, in diesem Punkte, doch wohl im wesentlichen wie in *Lacerta* —, und doch führt der Nervenverlauf durch die Ohrkapsel hindurch, wenn auch, wie schon hervorgehoben, in geringerem Grade als in *Chelone* und *Emys*, welche ich daraufhin vergleichend geprüft habe. Diese Verhältnisse in *Podocnemis* scheinen mir doch der Vorstellung Gaupp's nicht recht günstig zu sein. — Kunkel (1912b, p. 705/06) ist wohl ähnlicher Ansicht wie Gaupp. Er betrachtet, wenn ich recht verstehe, die Einengung des Recessus scalae tympani der *Emys* als Folge der Entwicklung der Cochlea in caudaler Richtung und dementsprechender caudaler Ausdehnung der Pars cochlearis capsulae oticae, ein Punkt, in welchem ich dem Autor zustimme; bringt aber weiterhin den Verlauf des Glossopharyngeus durch die Ohrkapsel auch mit jener Recessuseinengung in Zusammenhang. Da

aber, soviel ich in meinen Serien sehe, bei *Emys* die Verhältnisse im wesentlichen ebenso liegen wie bei *Chelone*, so habe ich auch hier die gleichen Bedenken und diese werden verstärkt durch meine Befunde an *Podocnemis*. Ich glaube also nicht, daß die von Gaupp und Kunkel angeführten Dinge allein ausreichen, das Verhalten des Glossopharyngeus zu erklären, insbesondere die Tatsache seines Verlaufes durch die Ohrkapsel.

Man kommt also zur Vermutung, daß hier noch andere Gründe mit im Spiele sind. Es liegt nahe, daran zu denken, daß diese Gründe im Glossopharyngeus selbst zu suchen sind. Ich habe deswegen sein Verhalten vergleichend geprüft. Bei *Chelone* und *Emys* liegt er, nach seinem Ursprunge und auf der ersten Verlaufstrecke, rostralwärts nach vorn von der Ebene des Vagus, bei *Podocnemis* aber bereits vor seinem Eintritte in die Ohrkapsel viel weiter caudalwärts, nämlich sogar caudalwärts hinter der Ebene des Vagus und seines Durchtrittes durch die Fissura metotica. Außerdem liegt er in *Podocnemis*, im Bereiche der Ohrkapsel, wesentlich weiter ventral als in *Emys* und *Chelone*. Daher kommt es, daß der Nonus bei *Podocnemis* an einer anderen Stelle durch die Ohrkapsel verläuft als bei *Chelone* und *Emys*, weiter caudalwärts und ventralwärts, und auch in ganz anderen Beziehungen zum häutigen Labyrinthe. Und damit hängt es offenbar auch zusammen, daß, wie ich schon sagte, der Verlauf des Nerven durch die Ohrkapsel bei *Podocnemis* nur ganz, ganz kurz ist, eine viel, viel kleinere Strecke durch dieselbe beansprucht als bei *Emys* und *Chelone*. Dies ist vor allem Folge seiner mehr ventralen Lage in *Podocnemis*.

Dies alles bringt einen auf die Vermutung, daß Verschiebungen des Nerves selbst es gewesen sein möchten, welche hier, neben anderem, den Verlauf und das Verhältnis zum Skelette entscheidend beeinflußt haben; mag man nun den Verlauf durch die Ohrkapsel als primitiv erachten oder nicht. Die Verhältnisse der *Podocnemis* können übrigens die Ansicht begünstigen, daß der Verlauf durch die Kapsel etwas Primitives sei. Denn hier ist der Nerv fast ganz aus der Kapsel herausgedrängt, aber doch offenbar durch einen sekundären Vorgang, nämlich eine Verlagerung, gleich hinter seinem Ursprunge, caudalwärts hinter den Vagus; eine Lage, welche doch gewiß nicht ursprünglich ist, da der Glossopharyngeus einem vor dem Vagusgebiete gelegenen Visceralbogen angehört, wie wir denn auch in *Hatteria*, *Lacerta*, *Emys*, *Chelone* den Nonus in einer nach vorn von dem Vagus gelegenen Ebene austreten sehen; und das ist jedenfalls das ursprüngliche Verhältnis. Es kommen also vor allem auch Verschiebungen des Nerven selbst in Betracht, will man seinen eigentümlichen Verlauf erklären. Eine solche Verschiebung liegt ja in *Podocnemis*, verglichen mit *Emys* und *Chelone*, sicherlich vor. — Dann fragt es sich natürlich wieder, von welchen Ursachen jene Verschiebungen der Nervenbahn abhängig gewesen sein mögen. Dieselben könnten mit Verschiebungen im Skelette oder mit Veränderungen in den topographischen Beziehungen der weiter peripher gelegenen Strecken der Nervenbahn oder mit solchen im Endgebiete des Nerves zusammenhängen. Doch kann ich darüber nichts sagen, da mir erwachsene Tiere von *Podocnemis* und *Chelone* zur vergleichenden Präparation nicht zur Verfügung stehen, aus den embryonalen Schnittserien ich aber keine bestimmte diesbezügliche Vorstellung gewinnen konnte.

Eine weitere Frage ist, ob das Foramen perilymphaticum der Reptilien als Foramen cochleae s. rotundum bezeichnet werden darf, wie es Gaupp (1900) tut, eben weil es im wesentlichen der Fenestra cochleae s. rotunda der Säuger entspräche, wie dies Gaupp (1900, p. 513) mit Hasse, 1871/73 a), Clason (1871/73), Retzius (1884) annimmt, von Versluys aber (1899, p. 353--359), und, in seiner Gefolgschaft, von Schauinsland (1900, p. 846/47), Gray (1908) und Nick (1912, p. 28 und 29) bestritten und verneint wird. Die Frage kann wohl nur durch die vergleichende Entwicklungsgeschichte, vor allem unter Berücksichtigung der Säuger, gelöst werden. Gaupp (1900, p. 515) hält es für sicher, daß das in der Ohrkapsel der Lacertilier „befindliche, in den Recessus scalae tympani führende große Foramen, aus dem der Saccus perilymphaticus heraustritt, ganz oder doch in der Hauptsache der Fenestra cochleae s. rotunda der Säuger entspricht“, und es gäbe nur eine Einschränkung, welche möglicherweise notwendig würde, „nämlich die, daß sich von ihm noch die als Aquaeductus cochleae bezeichnete Öffnung ableitet“. Danach wären also bei den Säugern die beiden Öffnungen

durch Zerlegung einer ursprünglich einheitlichen Öffnung, wie sie *Hatteria* und die Saurier in ihrem Foramen perilymphaticum (Fenestra cochleae, G a u p p) besitzen, in zwei Öffnungen entstanden. Dies vermutend, sagt dann G a u p p (1900, p. 515): „Die definitive Fenestra cochleae wäre dann der Teil der ursprünglichen Fenestra cochleae der Saurier, der zum Verschluß durch die Membrana tympani secundaria kommt, während der Aquaeductus cochleae den offen bleibenden Abschnitt darstellte, den der stark reduzierte Ductus perilymphaticus zur Kommunikation mit den Subarachnoidalräumen (nach R e t z i u s) benutzt." Ich bin geneigt, anzunehmen, daß G a u p p mit dieser Vermutung im allgemeinen das Richtige getroffen hat, und schließe mich derselben einstweilen an, unter dem Vorbehalte, daß eine Bestätigung dieser Auffassung durch die Entwicklungsgeschichte gebracht werden muß, wobei vor allem auf die Beziehungen der Fenestra cochleae der Säuger und des Foramen perilymphaticum der Nonmammalia zur Fissura metotica bezw. dem Foramen jugulare zu achten ist. Eine wichtige Stütze für G a u p p's Auffassung darf man wohl, mit G a u p p, in der von E. F i s c h e r (1903, p. 393—395) und M. V o i t (1909, p. 541—543) beobachteten Tatsache erblicken, daß bei *Semnopithecus* und *Lepus* zunächst eine einheitliche große Öffnung besteht, welche zur Fissura metotica die gleichen Beziehungen hat, wie die große Fenestra cochleae s. Foramen perilymphaticum der *Lacerta*, und daß dann erst sekundär diese einheitliche große Öffnung in zwei Öffnungen, nämlich das Foramen rotundum (s. cochleae) und den Aquaeductus cochleae (Can. perilymphaticus), zerlegt wird. V o i t hat diese Zerlegung, welche in recht komplizierter Weise erfolgt, genau beschrieben.

Unter Zugrundelegung der G a u p p'schen Auffassung bieten dann die Verhältnisse der Schildkröten erhöhtes Interesse. Auch hier kommt ja eine Zerlegung des Foramen perilymphaticum (des Homologons der Fenestra cochleae nach G a u p p) in zwei Öffnungen vor; die oben mitgeteilten Tatsachen machen es doch höchst wahrscheinlich, daß die zwei Kanäle, Canalis perilymphaticus und Canalis hypoperilymphaticus, durch Zerlegung einer ursprünglich einheitlichen Öffnung entstanden sind. Außerdem aber scheint das gleichzeitige Vorhandensein dieser zwei Kanäle bei Schildkröten ziemlich verbreitet zu sein: N i c k hat beide bei *Chelone midas*, *Dermochelys*, *Chelydra serpentina*, *Chelodina longicollis* und *Trionyx subplanus* gefunden (p. 87 u. 88); ich bei *Chelone imbricata*; bei *Podocnemis* kann ich, wenigstens auf der mir vorliegenden Stufe, allerdings nichts vom Canalis hypoperilymphaticus finden; bei *Emys* scheinen, nach K u n k e l's Angaben (1912 b, p. 705), die Dinge sehr zu variieren; ich selbst sehe in den Serien zweier älterer Embryonen, von 7,75 und 7,9 mm Msl, nur e i n Mal das typische Verhältnis wie bei *Chelone*, nämlich auf der rechten Seite des kleinsten der beiden Embryonen; der Canalis hypoperilymphaticus kommt also bei *Emys* vor, und zwar neben dem perilymphatischen. Die Verhältnisse bei *Emys* verstärken die Ansicht, daß beide Kanäle auf e i n e, ursprünglich einheitliche Öffnung zurückzuführen und durch Zerlegung derselben entstanden sind: bei dem größten der beiden genannten Embryonen ist nämlich auf beiden Seiten ganz bestimmt nur je e i n Kanal vorhanden, welcher aber deutlich die beiden, sonst auf die zwei Kanäle verteilten Abschnitte erkennen läßt, und zwar dadurch, daß der vordere, lateral und unten gelegene und zugleich engere Abschnitt festes, der hintere, dorsal und medial gelegene aber lockeres Bindegewebe, mit bereits deutlichen Spuren des lymphatischen Charakters, führt. Das entspricht genau den Verhältnissen, wie sie bei erfolgter Trennung in zwei Kanäle gefunden werden.

Wir hätten also, wenigstens bei manchen Schildkröten (die Verbreitung ist noch näher festzustellen), eine Zerlegung einer ursprünglich einheitlichen, größeren Öffnung in zwei Teile, in zwei Öffnungen, wie bei den Säugern. Denjenigen Teil, welcher den Ductus perilymphaticus hindurchleitet, könnte man wohl ohne große Bedenken dem Aquaeductus cochleae (Canalis perilymphaticus) der Säuger vergleichen; dann bliebe, unter Voraussetzung der G a u p p'schen Homologisierung, für die Öffnung des Canalis hypoperilymphaticus der Vergleich mit dem Foramen rotundum der Säuger übrig. Daß die Öffnung des Kanales gegen das Cavum tympani hinschaut, wäre dem nur günstig; ebenso wäre günstig, daß die Öffnung mehr lateral als diejenige des Canalis perilymphaticus und zugleich etwas nach vorn von dieser gelegen ist, denn dadurch rückt ihre Lage zugleich

gegen die laterale Wand der Pars cochlearis capsulae hin, d. h. diejenige Wand, in welcher auch die Fenestra vestibuli gelegen ist, und zwar nach oben und vorn davon. Nun finde ich aber nirgends Spuren und Andeutung einer Membrana tympani secundaria, auch beim reifen Fetus nicht; auch Nick hat nichts davon gesehen. Das ist für die angenommene Vergleichung nicht günstig; und so wird man denn bezüglich einer Homologisierung zurückhaltend, unbeschadet der Tatsache, daß sowohl bei den Säugern wie bei den Schildkröten die ursprünglich einheitliche, nach Gaupp's Begründung in beiden Gruppen homologe Öffnung, nämlich die ursprüngliche große Fenestra cochleae, in ganz ähnlicher Weise in zwei Öffnungen zerlegt wird, von welchen die eine, als dem Ductus und Saccus perilymphaticus dienend, zum mindesten physiologisch, wahrscheinlich aber doch wohl auch morphologisch in beiden Gruppen gleichzusetzen ist, d. h. der Canalis perilymphaticus der Schildkröten dem Aquaeductus cochleae der Säuger. Die Berechtigung der Vergleichung der Öffnung des Canalis hypoperilymphaticus mit dem Foramen rotundum der Säuger im speziellen bliebe also noch in Frage. Insoweit erscheint die Vergleichung ja wohl berechtigt, als eben beide, Foramen rotundum mammalium und Canalis hypoperilymphaticus, genetisch auf eine größere Öffnung, welche in beiden Gruppen, nach Gaupp's Deutung, homolog ist, zurückzuführen sind, und sekundär aus dieser abgetrennt werden, unter gleichzeitiger Bildung einer zweiten Öffnung, des Foramen perilymphaticum, welche in beiden Gruppen doch wohl auch morphologisch gleichzusetzen ist und nicht nur physiologisch die gleiche Aufgabe hat.

Wie dem aber auch sei: auf alle Fälle wird man, von der Frage der speziellen Homologie der genetischen Vorgänge im Bereiche der ursprünglich einheitlichen, für beide Gruppen homologen Öffnung und der daraus hervorgehenden beiden sekundären Gebilde abgesehen, ganz im allgemeinen in der gleichgerichteten Tendenz zur Zerlegung der ursprünglich einheitlichen Öffnung (Fenestra cochleae) in zwei Öffnungen bei Säugern und Schildkröten ein nicht unbedeutendes Merkmal morphologischer Übereinstimmung erblicken dürfen; ein Merkmal, welches sich den mancherlei anderen Merkmalen ähnlicher Art anreiht, und, mit diesen, für die Berechtigung derjenigen Ansicht zeugt, welche ich dadurch ausgedrückt habe, daß ich sage: von allen lebenden Reptilien stehen die Testudinata dem Stamme der Säuger am nächsten; ein Verwandtschaftsverhältnis, welches darin gegeben ist, daß der Ursprung der Schildkröten und derjenige der Säuger von einander nahe stehenden, verwandten Gruppen ausgegangen sind. Daher die mancherlei homologen, ähnlichen und analogen Entwicklungsvorgänge in beiden Gruppen.

Noch sei kurz folgendes bemerkt: ich habe oben angegeben, daß bei jüngeren Embryonen der *Chelone* durch den Canalis perilymphaticus hindurch eine kleine Arterie in die Ohrkapsel eintritt und eine kleine Vene aus derselben austritt. Es ist nun gewiß von Interesse, daß etwas Ähnliches auch bei Säugerembryonen vorkommt. So gibt E. Fischer (1901) für *Talpa*, Voit (1909, p. 543) für *Lepus cuniculus* an, daß durch den Aquaeductus cochleae, medial vom Ductus perilymphaticus, ein kleines Venenästchen aus der Ohrkapsel austritt, um sich in die Vena jugularis zu ergießen. Es dürfte wohl kaum zweifelhaft sein, daß es das gleiche Venenästchen ist, welches ich bei *Chelone imbricata* sehe. Wenn ich oben angegeben habe, daß dasselbe in die Vena capitis lateralis mündet, so ist das wohl kein Grund gegen die Homologisierung beider; denn die Vena capitis lateralis vereinigt sich ja mit der Vena jugularis, und zwar gleich nach der Aufnahme jenes Venenstämmchens.

Der hintere untere Rand der Ohrkapsel erscheint leicht in zwei Zipfel zerlegt, einen medialen und lateralen, welche zusammen den Processus paroticus darstellen (Fig. 4, 2 und 3, Taf. 4, 2 und 3). Der mediale Teil dient dem Occipitalpfeiler zur Anlagerung und wird, wie schon angegeben, von einem Fortsatze desselben von unten her umgriffen. Der laterale setzt sich als Höcker auch auf die untere, vor allem aber die laterale Seite der Kapsel fort, bildet hier eine dorsocaudalwärts von der Fenestra vestibuli stark vorspringende Leiste, die Crista parotica, und dient, mit seiner lateralen Fläche, als Anlagerungsstätte für den caudodorsalen Teil der Pars quadrata palatoquadrati. Später überlagert ihn teilweise ein Fortsatz des Squamosums. Bei der Verknöcherung wird aus dem ganzen in Rede stehenden Abschnitte der lang nach hinten

und lateralwärts ausgezogene Processus paroticus des Opisthoticums, welcher mit dem Exoccipitale, Squamosum und Quadratum in Nahtverbindung steht.

Über den Binnenraum der Ohrkapsel kann ich dem von Nick (p. 97) für *Dermochelys* und *Chelone midas* Angegebenen nur wenig Neues hinzufügen; ich beschränke mich daher auf eine kurze Aufzählung des Bemerkenswerten.

Einen großen Teil des Binnenraumes bildet das einheitliche, nicht durch ein Septum (intervestibulare) zerlegte Vestibulum, welches, nach unten zu, durch ein Cavum cochleare ergänzt wird und außerdem mit drei Canales semicirculares in Zusammenhang ist, welche von ihm durch nicht sehr breite Knorpelspangen, von Nick Pessuli, sonst Septa genannt[1], abgetrennt werden. Es sind, auf dem Studium meines Modelles und beim reifen Fetus, der Zahl der Bogengänge entsprechend, drei Pessuli vorhanden, alle drei ausgehend von einer gemeinsamen, stark verdickten Knorpelmasse der lateralen Kapselwand, welche über der Ampulle des lateralen Bogenganges, sowie, daran caudalwärts anschließend, über dem lateralen Bogengange selbst fast in seiner ganzen (sagittalen) Länge gelegen ist und in ihrer hinteren Hälfte, entsprechend dem hinteren Teile des Ursprunges des Pessulus lateralis (für den lateralen Bogengang) und des Ursprunges des Pessulus posterior (für den hinteren, frontal vertikalen Bogengang), auf der Außenseite der dorsolateralen Kapselwand, die oben angegebene, in Fig. 1 und 2 (Taf. 1 und 2) dargestellte tiefe Grube trägt.

Der Pessulus anterior beginnt lateral etwa entsprechend dem caudalen Teile der lateralen Ampulle (natürlich oberhalb derselben gelegen), geht schräg nach vorn, medialwärts und zugleich etwas abwärts, trifft im Bereiche des Foramen endolymphaticum und des über und vor demselben gelegenen Gefäßloches, unmittelbar oberhalb des letzteren, auf die mediale Kapselwand, erstreckt sich auf derselben nach vorn und läuft hier, im Bereiche der vorderen Ampulle (medial von derselben) allmählich aus. Da Nick (p. 97) sagt, daß an seinem Materiale *(Dermochelys* und *Chelone midas)* der Pessulus die mediale Kapselwand über der Fossa acusticofacialis träfe, so liegt hier also eine Abweichung von meinen Befunden an *Imbricata* vor. — Der Pessulus lateralis beginnt vorn oben etwa in gleicher Ebene mit dem caudalen Ende der lateralen Ampulle, erstreckt sich caudalwärts bis in den Bereich der vorderen Hälfte der hinteren Ampulle, verläuft fast senkrecht abwärts (ein klein wenig schräg nach unten lateralwärts) und heftet sich unten an der seitlichen Ohrkapselwand fest, von unmittelbar caudal vom caudalen Rande des Foramen ovale (nach oben von demselben) an bis ins Gebiet der hinteren Ampulle. Nick gibt (p. 97) für sein Material an, daß der Pessulus über der Fenestra ovalis, und zwar noch im Bereiche derselben, auf die Wand des Vestibulums träfe; beim reifen Fetus trifft dies auch für *Imbricata* zu. — Der Pessulus posterior entspringt an der lateralen Knorpelmasse vom Bereiche des caudalen Teiles des Pessulus lateralis an bis ins Gebiet des caudalen Umfanges des lateralen Bogenganges, und geht horizontal und fast quer (etwas schräg caudalwärts) zur medialen Wand hinüber, an welcher er, caudalwärts allmählich auslaufend, in gleicher Ebene mit dem hinteren Umfange des hinteren Bogenganges endigt. — Es sind also drei Canales semicirculares in der Kapselwand vorhanden, welchen aber nur fünf Öffnungen im Vestibulum entsprechen, da das hintere Ende des vorderen (sagittalen) und das vordere des hinteren (frontalen) Bogenganges in einem gemeinsamen, für den Sinus superior utriculi bestimmten Raume, dem Recessus pro sinu utriculi superiore, ausmünden und erst durch diesen mittelbar, an der dorsalen Seite, zwischen Pessulus anterior und posterior, mit dem Vestibularraume verbunden sind. Im Vestibulum unmittelbar (direkt) münden also nur die beiden Orificia (vorderes und hinteres) des lateralen, das vordere Orificium des vorderen, das hintere des hinteren Bogenganges; also nur vier Orificia, welche den Bogengängen entsprechen; die fünfte, an der dorsalen Wand gelegene gehört dem Recessus pro sinu utriculi superiore an, welcher, wie gesagt, zwei Bogengangöffnungen aufnimmt.

[1] Ich finde am Knorpelschädel in *Imbricata* diese Teile immerhin so gut und kräftig entwickelt, daß man die Bezeichnung Septa beibehalten könnte. Der Einheitlichkeit halber benutze ich Nick's Bezeichnungsweise.

In der vorderen weiten Bucht des Vestibulums, der späteren Fovea major (Siebenrock, 1897), liegen die vordere und laterale Ampulle, der Recessus utriculi, sowie je die vordere Öffnung des vorderen und lateralen Bogenganges. Irgendwelche deutlich vorspringenden Teile zur Abtrennung der einzelnen Stellen für die beiden Ampullen und den Recessus utriculi als gesonderte Räume kann ich nicht finden. Die hintere Bucht des Vestibulums, deutlicher als Recessus ausgeprägt als die vordere, beherbergt die hintere Ampulle, sowie je die hintere Öffnung des lateralen und hinteren Bogenganges. — Die vordere Bucht gehört später ganz dem Prooticum, die hintere dem Opisthoticum an; der Pessulus posterior und externus dem Opisthoticum, der Pessulus anterior dem Prooticum; der Recessus pro sinu utriculi superiore liegt auf der Grenze zwischen Opisthoticum, Prooticum und Supraoccipitale.

Das Cavum cochleare liegt etwa in der Mitte der Ohrkapsel, ganz nach unten und etwas medialwärts gerichtet; es wird durchquert vom Glossopharyngeus, enthält den unteren Teil des Sacculus und die Lagena, sowie, an der medialen Seite derselben, den Ductus perilymphaticus; in seinem Bereiche liegen die beiden Glossopharyngeuslöcher sowie die Öffnungen der beiden Kanäle perilymphaticus und hypoperilymphaticus. Ich stimme Nick zu, wenn er (p. 99), gegen die abweichende Meinung Gaupp's (1905/06, p. 788), betont, daß bei den Schildkröten eine in die Basalplatte vordringende Pars cochlearis der Ohrkapsel vorhanden sei. Ich finde, daß die Basalplatte sich in ganz deutlicher Weise und ausgesprochenem Maße an der Umgrenzung der Pars cochlearis beteiligt; auch bei *Chelone*. Am deutlichsten erkenne ich dies in meinen *Podocnemis*-Serien: hier ist im Bereiche der Lagena, unmittelbar nach vorn von dem Foramen perilymphaticum und von diesem nur in einem Schnitte der Serie, und zwar auch in diesem nur undeutlich, getrennt, zwischen dem medialen Rande der unteren Kapselwand und der Seitenfläche der Basalplatte ein mit Bindegewebe ausgefüllter Spalt, welcher sich, nach vorn zu, fast bis zum vorderen Umfange des Cavum cochleae erstreckt, jedenfalls über die ganze sagittale Ausdehnung des ventralen Randes der Lagena. Im Gebiete dieses Spaltes ist also nur die mediale Wand der Ohrkapsel mit dem oberen seitlichen Rande der Basalplatte verwachsen, während am unteren medialen Rande die Ohrkapsel von der Basalplatte, eben durch den Spalt, völlig getrennt ist, so daß die Grenze zwischen Kapsel und Platte mit aller wünschenswerten Klarheit zutage tritt. Es kann nun hier kein Zweifel sein, daß der medialuntere Teil des Cavum cochleare durch die Seitenfläche der Basalplatte, und zwar die obere Hälfte derselben, begrenzt wird; sich also die Basalplatte an der Begrenzung des Binnenraumes der Ohrkapsel beteiligt.

Die Ohrkapsel der *Chelone* als Ganzes zeigt, nach dem Gesagten, im wesentlichen typische Reptilverhältnisse; hauptsächlich durch folgende Punkte: 1. durch die Stellung ihrer Längsachse: dieselbe ist nahezu sagittal, allerdings nicht ganz, sondern etwas schräg, von vorn lateral nach hinten medial; 2. durch die gegenseitige Lage von Pars canalicularis und Pars cochlearis: diese liegt nach unten von jener; 3. durch die verhältnismäßig geringe Größe der Pars cochlearis; 4. durch die verhältnismäßig bedeutende Größe der ganzen Ohrkapsel im Verhältnis zur Größe des Cavum cranii; 5. durch die (dadurch bedingte) starke Beteiligung an der Bildung der lateralen Wand der Schädelhöhle.

In allen diesen Punkten weicht *Chelone*, wie die rezenten Reptilien überhaupt, von den Verhältnissen der höheren Säuger wesentlich ab; dagegen ergibt sich in manchem eine gewisse Annäherung an die Verhältnisse niedriger Säuger, vor allem der Monotremata (nach den Untersuchungen Gaupp's an *Echidna*, 1908) und *Didelphys* unter den Ditremata (nach Ausweis meiner eigenen Serien). So liegt bei *Echidna* die Pars canalicularis im wesentlichen noch dorsal von der Pars cochlearis; es sind also die alten, reptilischen Lagebeziehungen beider Teile zueinander noch gewahrt. Auch bei *Didelphys* (spec?, Embryonen von $1\frac{1}{2}$—3 cm größter Länge) ist dies im wesentlichen noch ganz deutlich zu erkennen, wenngleich hier schon die Pars cochlearis etwas weiter nach vorn medialwärts ausgewachsen ist, und zwar bereits soweit, daß ihr vorderes Ende zugleich den am meisten nach vorn gelegenen Teil der Ohrkapsel überhaupt bildet. Ganz auffallend aber finde ich bei den *Didelphys*-Embryonen die relativ immer noch sehr starke Beteiligung der Ohrkapsel an der Bildung der lateralen Wand

des Cavum cranii, und ebenso die relativ noch bedeutende Größe im Verhältnis zur Schädelhöhle. Es gibt also hier, in manchem Punkte, keine prinzipiellen, sondern nur gradliche Unterschiede zwischen Reptil- und Säugerverhältnissen. Im übrigen will ich auf eine nähere Vergleichung jetzt nicht eingehen; namentlich auch nicht auf die Stellungsänderungen, welche die Ohrkapsel bei den Säugern erfahren hat, und welche von Gaupp (1900, 1908, p. 683 u. 684), namentlich aber von Voit (1909, p. 523 u. ff.), teilweise auch von mir (1911, Zeitschrift f. Morphol. u. Anthrop., p. 405 u. 406) erörtert worden sind[1].

---

[1] Nachtrag: Nachdem ich diesen Teil der vorliegenden Arbeit längst abgeschlossen hatte, erschien Gaupp's Arbeit: Die Reichert'sche Theorie (Arch f. Anatom. 1912. Suppl., erschienen 1913). In derselben bespricht (p. 32—34) Gaupp nochmals die von den Verhältnissen der Nonmammalia abweichende Stellung („Orientierung") der Ohrkapsel der (meisten) Mammalia; jedoch in einer Weise, d. h. unter Beifügung einer gegen mich gerichteten Kritik, welche mich zu folgender Richtigstellung der Gaupp'schen Darstellung zwingt.

Nachdem Gaupp seine eigenen früheren diesbezüglichen Angaben und den Inhalt seiner Ausführungen und Anschauung (aus 1900 und 1908) hervorgehoben hat, führt er die genaue Analyse der bei den Stellungsveränderungen der Säugerohrkapsel sich abspielenden Vorgänge durch Voit (1909) an und verweist dann auch hin auf die durch G. Retzius (1884) bekannt gewordenen Veränderungen der Anordnung der Teile des häutigen Labyrinthes, welch letztere ebenfalls bewiesen, daß Veränderungen am Skelette, und zwar insbesondere Stellungsveränderungen der Skelettkapsel, vor sich gegangen seien.

Dann fährt Gaupp (p. 33 und 34) fort: „Wie man diese Veränderungen in der Lage und Anordnung der Teile des häutigen Labyrinthes und seiner Kapsel leugnen kann, bleibt unverständlich; Fuchs, der es tut (1909, p. 57, Anm.; p. 170, Anm.), brauchte sich nur einmal die in allen vergleichend-anatomischen Lehrbüchern verbreiteten Abbildungen von Retzius anzusehen, um sich von ihrem Vorhandensein zu überzeugen. Daß man den Vorgang der Umlagerung der Ohrkapsel nicht als „Wanderung" der Ohrkapsel bezeichnen kann, wie Fuchs es tut, ist wohl selbstverständlich und wurde schon einmal von mir ausgesprochen."

Dazu habe ich zu bemerken, daß diese Ausführungen dem wahren Sachverhalte nicht entsprechen, sondern entgegengesetzt sind.

Zunächst: ich habe niemals die Stellungsveränderungen der Ohrkapsel der Mammalia im Vergleiche zur Orientierung der Ohrkapsel der Nonmammalia geleugnet; auch habe ich diese Stellungsveränderungen niemals als „Wanderung" bezeichnet. Ganz besonders aber habe ich mich niemals gegen Voit's und Retzius' Darstellung und Auffassung ausgesprochen, wie der Leser, nach der ganzen Art der Abfassung von Gaupp's Darstellung, doch wohl annehmen muß: ich habe bisher noch niemals weder zu Voit's, noch zu Retzius' Angaben und Anschauungen überhaupt nur Stellung genommen; also auch nicht die Berechtigung derselben bestritten und die Richtigkeit ihres Inhaltes abgeleugnet. Daß ich mich dagegen zu Voit's Auffassung bekenne, geht aus obigem hervor. Dies nur nebenbei. — Aber ich habe schon früher, 1911 (Zeitschr. f. Morphol. und Anthropol. Bd. 14. p. 406), eine der drei von Voit angegebenen Stellungsveränderungen der Ohrkapsel der Mammalia, nämlich eine Drehung um die vertikale Achse, als Wirkung wahrscheinlich der Vergrößerung des Kleinhirnes, sogar selbst vertreten und näher ausgeführt (die Priorität gehört natürlich Voit); eine Drehung also, durch welche das Petrosum der Mammalia sein vorderes Ende, „in ausgesprochenerem Maße als früher, mehr medialwärts, sein hinteres mehr lateralwärts" gerichtet erhält. Damit ist also schon damals, 1911, von mir anerkannt worden, daß die Ohrkapsel der Mammalia Stellungsveränderungen erlitten hat und erleidet. Das hätte nun aber Gaupp, bei der Abfassung seiner in Rede stehenden Arbeit, welche im ersten Viertel 1913 erschienen ist, bekannt sein müssen, oder wenigstens bekannt sein können; denn meine genannte Arbeit bildete einen Vortrag aus dem Februar 1911, ist noch 1911 erschienen und als Separatabdruck von mir Herrn Professor Gaupp zugesandt worden; wird übrigens auch von Gaupp an einer anderen Stelle seiner hier in Frage stehenden Arbeit genannt und ihr Inhalt herangezogen. Die beiden anderen von Voit angegebenen Stellungsveränderungen, nämlich eine Drehung der Gesamtkapsel um die transversale Achse, so daß die ursprünglich übereinander gelegenen Pars sacculocochlearis und Pars utriculocanalicularis hintereinander zu liegen kommen (in der hier genannten Reihenfolge), und eine Drehung der Pars utriculocanalicularis um ihre Längsachse, durch welche die mediale Kapselfläche (mit ihrem oberen Rande) lateralwärts umgelegt wird, habe ich niemals abgeleugnet: ich habe, wie gesagt, noch niemals Stellung dazu genommen.

Nebenbei: daß mir die Retzius'schen, „in allen vergleichend-anatomischen Lehrbüchern verbreiteten Abbildungen" bekannt sind, wird man glaublich finden, nachdem ich seit 9 Jahren, u. A., auch über vergleichende Anatomie lese. Wozu also eine solche Bemerkung?

Nun führt aber Gaupp zwei Stellen meiner Arbeit aus 1909 (Arch. f. Anat., Suppl.) an, und zwar die Fußnote auf Seite 57 und 170, in welchen meine, von Gaupp behauptete und kritisierte Leugnung der genannten Stellungsveränderungen der Säugerohrkapsel ausgesprochen sein soll. In Wirklichkeit indessen steht von einer solchen Leugnung nichts darin.

Zuvor aber bemerke ich: diese Stellen hätten zunächst einmal überhaupt nicht gegen Voit und Voit's in Rede stehende Darstellung und Anschauung gerichtet gewesen sein können, wie es der Leser, nach der Art der Abfassung der Gaupp-schen Darstellung, doch wohl annehmen müßte: Voit's Arbeit ist auch aus 1909, wie die meinige, allerdings einige Zeit früher erschienen; die meinige war aber zeitweise wohl gleichzeitig mit der Voit'schen im Druck und wäre ebenfalls früher erschienen, wenn sie eben nicht als Supplementheft des betreffenden Archivjahrganges hätte erscheinen sollen. Als die Voit'sche Arbeit erschien, lag mir die letzte Revision der Korrekturen vor (siehe meine Anmerkung 1 auf p. 24 der Arbeit).

Sieht man sich nun jene, von Gaupp angeführten, Stellen an, so heißt es darin, auf p. 57, nur, daß von einer „basalen Verlagerung der Gehörkapsel, im Sinne einer abwärts gerichteten Bewegung, keine Rede" sei; dem Sinne nach gleich lautet die Stelle auf p. 170, nur habe ich hier für die „abwärts gerichtete Bewegung" auch die Bezeichnung „Wanderung" gebraucht.

Was die Verknöcherungen des Primordialskelettes der Regio otica anbelangt, so gehen aus der Ohrkapsel hervor das Prooticum, das Opisthoticum (mit dem Processus paroticus) und die untersten, diesen angeschlossenen Teile des Supraoccipitale; aus der Basalplatte die Hauptmasse des Basisphenoids (nach vorn bis ins Gebiet der Abducenskanäle, diese mit eingeschlossen; dagegen nicht die Gegend der Hypophysengrube und des Rostrum sphenoidale). In meiner Serie des reifen Fetus ist vom Prooticum und Opisthoticum noch nichts zu sehen; doch lassen sich im Perichondrium die ersten Anzeichen des unmittelbar bevorstehenden Beginnes der Knochenbildung erkennen. Über das Supraoccipitale habe ich schon gesprochen; seine Verknöcherung hat sich noch nicht bis auf die Ohrkapsel ausgedehnt. Die Verknöcherung des Basisphenoids ist in vollem Gange, in allen seinen Teilen; im Bereiche der Basalplatte besteht es aus perichondralen Knochenlamellen auf der oberen und unteren Seite der Platte, welche stellenweise auch die Chorda dorsalis umschließen und, wie oben angegeben die Fenestra basicranialis postica ausfüllen (Textfig. 1 u. 12—13, p. 49 u. 102). Die auffallend starke chondrifugalgerichtete Entwicklung und Ausbreitung dieser Lamellen, namentlich auf der Unterseite, habe ich schon früher (1910, Anatom. Anz., Bd. 36, p. 86 u. 87) beschrieben und abgebildet (p. 86), sowie auf durch dieselben hervorgerufene Eigentümlichkeiten in dem gegenseitigen Verhältnis von Basisphenoid und

---

Mit welchem Rechte führt Gaupp diese Stellen als Zeugnis einer von mir ausgesprochenen Leugnung der Stellungsveränderungen der Säugerohrkapsel an? Ich weiß es wirklich nicht. Ist es denn nicht sofort, ja schon sprachlich, augenfällig und klar, daß mit meinen soeben wiederholten Worten die Stellungsveränderungen der Ohrkapseln der Säuger, welche dieselben an Ort und Stelle, d. h. an ihrem alten Platze, um ihre eigenen verschiedenen Achsen, ausführen, also diejenigen Veränderungen, welche besonders durch Voit analysiert worden sind, gar nicht gemeint sind, und nicht gemeint sein können? Ist es denn nicht klar ausgesprochen, daß sich diese Worte nur richten gegen eine etwaige „basale Verlagerung“ der Ohrkapsel im Sinne einer abwärts gerichteten Bewegung oder Wanderung der ganzen Ohrkapsel? Ist es denn nicht sofort, schon sprachlich, klar, daß hier ein grundsätzlicher Unterschied vorliegt? Ist denn nicht die „basale Verlagerung“ im Sinne einer Wanderung gleich einem Ortswechsel der ganzen Ohrkapsel, etwa in dorsoventraler Richtung, derart, daß die Ohrkapsel auf niedriger Stufe einen mehr dorsal, auf höherer Stufe einen mehr basalen oder ventralen Ort oder Plaz einnähme, während Stellungsveränderungen der Ohrkapsel um ihre verschiedenen Achsen auch an einem und demselben, also ihrem alten Platze stattfinden können und m. E. auch nur an demselben stattgefunden haben? Nur gegen jene „basale Verlagerung“ der Ohrkapseln als Ortswechsel habe ich mich ausgesprochen, — daher auch meine Worte „im Sinne einer abwärts gerichteten Bewegung oder Wanderung“ —, nicht aber gegen die verschiedenen Stellungsveränderungen, welche Voit analysiert hat, von welchen ich selbst eine, wie oben angegeben, früher näher auseinandergesetzt, also vertreten habe, und welche die Ohrkapseln an ihrem alten Platze und Orte ausgeführt haben. Gaupp hat diesen Unterschied gar nicht gemerkt; denn er polemisiert gegen mein Wort „Wanderung“ und sagt (1912/13, p. 34): „Daß man den Vorgang der Umlagerung der Ohrkapsel nicht als „Wanderung“ der Ohrkapsel bezeichnen kann, wie Fuchs es tut, ist wohl selbstverständlich und wurde schon einmal von mir ausgesprochen.“ Nun: was Gaupp hier bekämpft und bemängelt, habe ich nie getan: nicht die Umlagerung der Ohrkapseln im Sinne von Stellungsveränderungen an Ort und Stelle habe ich geleugnet und als Wanderung bezeichnet, sondern nur eine „basale Verlagerung“ derselben im Sinne eines Ortswechsels in dorsoventraler Richtung. Es beweist dies aber, daß Gaupp jenen Unterschied nicht gemerkt hat. Das Wort „Wanderung“ habe ich mit Absicht gebraucht und halte es nach wie vor für sehr geeignet, das auszudrücken, was es ausdrücken sollte, und halte es daher aufrecht: es sollte sich richten gegen die vielfach, z. B. auch von Gaupp (1905, Verhandl. der anatom. Gesellsch. zu Genf, p. 133) gebrauchte Bezeichnung „basale Niederlegung“ der Ohrkapseln bei den Mammalia. Denn daß damit wirklich eine abwärts gerichtete Bewegung, ein Ortswechsel, also eine „Wanderung“ gemeint sein muß, nicht etwa nur eine Stellungsveränderung an Ort und Stelle, geht doch wohl aus Gaupp's Darstellung hervor, indem er (1905, a. a. O. p. 133) annimmt, daß der basalwärts gerichteten Niederlegung der Ohrkapseln das Squamosum und damit auch der Jochbogen hätten folgen müssen, ein Vorgang, durch welchen der Jochbogen „in nächste Nähe des aufsteigenden Unterkieferfortsatzes gekommen“, und so nun die Entstehung eines neuen Kiefergelenkes möglich gemacht worden sei. Gegen eine derartige Vorstellung, und nur gegen eine solche, waren meine Bemerkungen gerichtet, wie es doch in meiner Anmerkung auf p. 170 der Arbeit aus 1909 klipp und klar ausgesprochen worden ist; also gegen einen Ortswechsel der Ohrkapsel, welchem das Squamosum und der Jochbogen gefolgt sein soll, indem ich der Ansicht war und bin, daß die Ohrkapseln an ihrem alten Platze geblieben, nicht etwa „basalwärts“ verlagert, sondern vom Großhirn bezw. den Hemisphären überwachsen und damit überlagert worden sind, ein Vorgang, welcher zugleich, infolge der zunehmenden kompendiösen Beschaffenheit des inneren Ohres, also des häutigen Labyrinthes, mit einer starken Größenreduktion der Ohrkapseln verbunden gewesen ist (man vergl. darüber meine kurzen Bemerkungen auf p. 126 und 127 des 35. Bandes des Anat. Anz. 1909).

Daß aber an ihrem alten Platze die Ohrkapseln der Mammalia Stellungsveränderungen erfahren hätten, habe ich nie geleugnet; im Gegenteile: ist auch ganz meine Ansicht; und ich selbst habe ja schon früher eine solche vertreten, näher erläutert und begründet (1911, a. a. O.). Aber das ist etwas ganz anderes als wie eine basale Verlagerung oder Niederlegung der Ohrkapsel, welcher das Squamosum und der Jochfortsatz gefolgt seien. Das letztere ist ein Ortswechsel, das erstere eine Stellungsveränderung. Nur den Ortswechsel habe ich bestritten, nicht die Stellungsveränderungen. — Damit erledigt sich Gaupp's Kritik, welche keinen berechtigten Boden und Grundlage hat.

Pterygoid hingewiesen, nämlich auf eine teilweise Bedeckung der medialen Pterygoidränder durch die perichondralen Knochenlamellen des Basisphenoids von unten her. Nick hat dann das gleiche, wenn auch in etwas geringerem Maße als ich bei *Imbricata*, bei einem Embryo von *Midas* gefunden (1912, p. 35). — Die wichtigste, das Basisphenoid betreffende Frage ist die, ob in ihm ein Parasphenoid enthalten ist; um so mehr, als das Vorhandensein eines Parasphenoids bei anderen Schildkröten erwiesen ist. Gaupp hat es zuerst gefunden, bei *Podocnemis* (1905, p. 301; von mir später [1910 a, p. 84] bestätigt); ferner ich bei *Emys* (1907, Zeitschr. f. Morphol. und Anthropol., p. 453; 1910 a, p. 83); Versluys (1909) bei *Dermochelys* (von Nick, 1912, bestätigt) und Chelydriden (1909, p. 289); Nick (1912, p. 37) bei *Chelydra serpentina*. — Für *Chelone* habe ich früher (1910 a), auf Grund meiner Beobachtungen an *Imbricata*, das Vorhandensein eines Parasphenoids bestimmt verneint. Ich habe keinen Grund, daran irgend etwas zu ändern, und verweise auf meine frühere Begründung. Nick meint nun zwar (p. 37), daß er die Parasphenoidfrage bei *Chelonia* nicht in so bestimmter Weise verneinen möchte, wie ich es getan, da es nicht ausgeschlossen sei, daß sich in den chondrifugalen Knochenlamellen an der ventralen Seite der Intertrabekel beim Embryo auch Teile eines Parasphenoids verbärgen, die man vielleicht an einem günstigen Objekt einmal isoliert finden könnte. Dem muß ich aber widersprechen. Es kann hier doch nur die Entwicklungsgeschichte entscheiden. Bei dem Embryo meines Modelles, bei welchem alle Deck- und Belegknochen nicht nur angelegt, sondern, wie ich später dartun werde, schon weit entwickelt und ausgebildet sind, ist von irgend einer Spur des Parasphenoids nicht das geringste zu sehen; Verknöcherungen des Basisphenoids fehlen auch noch. Beim reifen Fetus sind letztere vorhanden, aber erst nur als perichondrale Knochenlamellen (nicht auch schon als endochondraler Knochen), und es fehlt, bei genauester Prüfung, jedes Anzeichen dafür, daß in den perichondralen Lamellen ein mittlerweile aufgetretenes und mit ihnen inzwischen schon verschmolzenes Parasphenoid stecke; dies gilt für den im Bereiche der Basalplatte, wie für den in dem Gebiete der Trabeculae und Intertrabecula entstehenden Teil des Knochens. Die Ontogenese bietet also keinen Anhalt für die Annahme der Anwesenheit eines Parasphenoids bei *Chelone*. Wollte man nun aber die chondrifugal entwickelten Teile der perichondralen Knochenlamellen des Basisphenoids als solche auf das Parasphenoid zurückführen, indem man etwa die Tatsache der chondrifugalen Entwicklung der Knochenlamellen mit der Annahme erklären möchte, daß eben ein früher selbständiger Deckknochen mit dem Basisphenoid verschmolzen sei (eine Annahme, welche indessen, wie ich glaube, Nick wird ebensowenig machen wollen wie ich), so liegt es auf der Hand, daß man logischer- und konsequenterweise auch bei anderen primären Knochen der *Chelone* eine gleichgerichtete Annahme machen müßte, da sonst die ganze Deutung auf Willkür beruhte. Man müßte also z. B. auch für die Occipitalia, welche ebenfalls stark chondrifugale Ausbreitung ihrer perichondralen Knochenlamellen aufweisen, eine ähnliche Erklärung für das Vorhandensein der chondrifugalen Ausbreitung geben, also annehmen, daß früher einmal selbständig gewesene Deckknochen mit den primären Knochen verschmolzen seien. Für das Supraoccipitale wäre es ja nicht schwer, einen solchen Deckknochen zu finden: man hätte zu denken an die Postparietalia (= die dermalen „Supraoccipitalia") der Stegocephalen. Allein: welchen Deckknochen wollte man für das Basioccipitale und Exoccipitale finden? Oder gar für das Quadratum, welches, wie ich früher beschrieben und abgebildet habe (1910 a, p. 87), ebenfalls eine stark chondrifugale Entwicklung seiner perichondralen Knochenlamellen erkennen läßt, dazu noch auf seiner medialen Seite, oberhalb des Pterygoids, an einer Stelle, an welcher niemals ein Deckknochen gelegen war? Lehnen wir für diese Knochen jene Annahme ab, so, meine ich, müssen wir sie auch, mangels entgegenstehender Beweise der in diesem Punkte meines Erachtens allein maßgebenden Entwicklungsgeschichte, für das Basisphenoid ablehnen. Und daher verneine ich auch heute noch mit der gleichen Bestimmtheit wie früher das Vorhandensein eines Parasphenoidrudimentes bei *Chelone*. — Daß das Rostrum des Basisphenoids der *Chelone* keine Parasphenoidteile enthält, darin stimmt mir ja wohl auch Nick (p. 37) zu, und ist auch die Meinung von Versluys, welcher dasselbe als Rostrum basisphenoidale vom Rostrum parasphenoidale der *Dermochelys* unterscheidet (1909).

4. Die Bicolumella (Columella) auris.

Die Bicolumella auris besteht, wie bei Reptilien die Regel, aus zwei Abschnitten: einem medialen Stapes (Otostapes), und einem lateralen, Extracolumella (Hyostapes). Beide sind, auf der Stufe meines Modelles, durch eine Schicht vorknorpeligen Gewebes voneinander getrennt. Die Dicke dieser Schicht, in dorsoventraler und orocaudaler Richtung, ist verhältnismäßig gering, etwa 45—60 μ; der Zusammenhang zwischen Stapes und Extracolumella also wenig fest oder stark.

Der Stapes besteht aus einer, in der Fenestra ovalis der Ohrkapsel eingelassenen, rundlichen Fußplatte und einem dieser auf der Außenseite, etwa in der Mitte, breit aufsitzenden und hyalinknorpeligen, langen, runden Stiele. Fußplatte und Stiel bilden also zusammen ein einheitliches Ganzes. Die Fußplatte ist auf der Innenseite, welche dem Vestibulum zugekehrt ist, leicht gewölbt. Der Stiel ist am dicksten in seinem medialen Abschnitte und wird peripherwärts allmählich etwas dünner. Er verläuft, in mediolateraler Richtung, nicht ganz gerade, sondern in leichtem, nach unten und caudalwärts gekrümmtem Bogen. Sein laterales Endstück wendet sich ziemlich stark nach oben und vorn, um sich, durch die erwähnte vorknorpelige Schicht, mit der Extracolumella zu verbinden. — Beim reifen Fetus finde ich diese Verbindung hyalinknorpelig; der Hyalinknorpel geht, ohne Unterbrechung und Grenze, in den Stapes wie in die Extracolumella über. Der knorpelige Charakter der Verbindung entsteht also ontogenetisch sekundär. Die Festheftung der Fußplatte in der Fenestra ovalis geschieht derart, daß das Perichondrium der Innenseite der Ohrkapsel auf die Innenfläche, dasjenige der Außenseite auf die Außenfläche der Fußplatte übergeht, so daß in denjenigen Schnitten, in welchen die Fußplatte allein, ohne den Stiel, getroffen ist, wie es z. B. auf Querschnitten durch den Kopf mit den nach vorn und hinten vom Ansatze des Stieles gelegenen Teilen der Platte der Fall ist, dieselbe genau so zwischen innerem und äußerem Perichondrium der Ohrkapsel gelegen erscheint wie die benachbarten Teile der Kapsel selbst. Ich muß noch hinzufügen, daß am oberen (nicht auch am unteren) Rande der Fußplatte auch von dieser selbst stärkere Faserzüge ausgehen, und zwar lateralwärts und medialwärts, beiderseits zugleich schräg ventralwärts, um sich dem äußeren und inneren, von der Ohrkapsel kommenden und auf die Fußplatte übergehenden Perichondrium hinzuzugesellen.

Bei seinem Verlaufe, von der Fenestra ovalis zur Extracolumella, liegt der Stapes ventral von dem hinteren Hauptstamme (R. hyomandibularis) des Facialis, der Vena capitis lateralis und der Arteria facialis, und zwar liegen diese drei letztgenannten, im Gebiete des Stapes, in der angegebenen Reihenfolge, in ventrodorsaler Richtung übereinander, zwischen Quadratum und Ohrkapsel (vergl. dazu Textfig. 4 auf p. 53). Eine Chorda tympani habe ich bisher bei den Embryonen der Karette nicht finden können, daher auch keine Beziehungen einer solchen zum Stapes oder zur Bicolumella überhaupt. Daß schon in den Embryonen die Incisur am caudalen Rande des Pars quadrata Palatoquadrati für den vorbeilaufenden Stapes gut ausgeprägt ist, lehren die Abbildungen des Modelles (s. Fig. 1, 3 und 4, Taf. 1, 3 und 4).

Die Extracolumella (Fig. 1, Taf. 1 und Fig. 3, Taf. 3) ist eine breite, unregelmäßig vieleckige, am meisten in orocaudaler Richtung ausgedehnte, konvex-konkave Platte, mit konvexer Außen- und konkaver Innenfläche und einem vorderen, oberen, hinteren und unteren Rande. Sie verlängert sich an ihrer hinteren unteren Ecke in einen kurzen, breiten, nach unten und etwas medialwärts gerichteten Fortsatz; es ist derjenige Fortsatz, welchen ich 1907 bei *Emys* gefunden und abgebildet, aber nicht mit einem besonderen Namen belegt habe (Verhandl. d. anat. Gesellsch. 1907. p. 20 und 21 und Fig. 4, p. 20) und welchen Bender (1912) bei *Testudo graeca*, Kunkel (1912a) bei *Emys* Processus interhyalis nennen. Dieser Processus geht abwärts in einen festen Bindegewebsstrang über, welcher sich nach unten und vorn erstreckt und in geringer Entfernung vom hinteren Rande der Pars articularis quadrati, nach oben vom Processus retroarticularis des Meckel'schen Knorpels, mit breiter, nach vorn, gegen die Hinterseite des Quadratums gerichteter (und beim reifen Fetus mit dieser verbundener) Fläche, endigt. Diesen bindegewebigen Strang habe ich seinerzeit (1907) bei *Emys* zuerst gefunden

(bestätigt von Kunkel, 1911, 1912 b, p. 743), bei welcher er aber in das hintere Ende des Meckel'schen Knorpels übergeht, so mit diesem die Extracolumella verbindend. — Die Verbindung zwischen Stapes und Extracolumella erfolgt auf der medialen Seite der letzteren, nicht weit vom hinteren Rande und oberhalb des Ursprunges des Processus interhyalis. — In meiner Serie des reifen Fetus ist der Processus interhyalis außerordentlich schmal, viel schmäler als früher, als bei dem Embryo des Modelles, also offenbar teilweise zurückgebildet (und zwar wohl bindegewebig). Der Bindegewebsstrang dagegen ist außerordentlich mächtig entwickelt, namentlich peripherwärts und geht in das Perichondrium der caudalen und lateralen Seite der Pars articularis quadrati, unmittelbar nach oben von dem Kiefergelenke, über, und zwar so, daß er dem Quadratum fest angeheftet erscheint. Er hebt sich gegen das übrige Bindegewebe scharf ab durch seine außerordentliche Dichtigkeit, welche ihm das Aussehen von straffem Fasergewebe verleiht. Die Verbindung mit dem Quadratum erfolgt also ontogenetisch sekundär.

Verknöcherung hat, in meiner Serie des reifen Fetus, weder im Stapes noch in der Extracolumella begonnen.

Ich füge hier noch einige historische und vergleichend-anatomische Bemerkungen an.

Die beiden Teile des Reptiliengehörstäbchens hat C. K. Hoffmann (1889), auf Grund seiner Untersuchungen an Eidechsenembryonen, als Otostapes und Hyostapes unterschieden und bezeichnet. Gadow hat (1888) für den lateralen Teil, welchen also Hoffmann später Hyostapes nennt, die Bezeichnung Extracolumella eingeführt. Dieselbe wurde von Versluys (1899 und 1903) und anderen übernommen, und ist seither sehr gebräuchlich. Gaupp hat zuerst die Ansicht ausgesprochen (1898, p. 159 und 1898/99, p. 1108), daß die Columella auris der Amphibien nicht der ganzen Columella auris der Reptilien entspräche, da bei den Reptilien ein neuer Abschnitt hinzugekommen sei (und zwar vom Hyoidbogenskelette aus), welcher der Amphibiencolumella, deren ontogenetischen Beziehungen zur Ohrkapsel Gaupp damals hervorgehoben hat, noch fehle. Dieser neue Teil ist die Extracolumella. Ich habe mich (1906, p. 49) Gaupp's Meinung angeschlossen, und außerdem vorgeschlagen, diese Auffassung auch in der Bezeichnungsweise auszudrücken, indem ich die Bezeichnung „Columella" (s. Stelidium) für die Amphibien beibehielt, für die Reptilien aber die neuen Bezeichnungen „Bicolumella" s. „Distelidium", welche mir, auf meine Bitte, gleich der Bezeichnung „Stelidium", von Herrn Geheimrat Waldeyer empfohlen worden waren, einführte (a. a. O., p. 50); womit ich eben ausdrücken wollte, daß die Amphibiencolumella nur einem Teile des Reptiliengehörstäbchens, nämlich dem medialen, Stapes genannten, entspricht. Wenn sich nun auch meine Bezeichnungsweise nicht einbürgern zu wollen scheint, und es schließlich ja auch weniger auf die Namen als darauf ankommt, daß man das Richtige weiß und meint (wiewohl letzteres durch eine klare, präzise, dem Fortschritte der Erkenntnis Rechnung tragende Benennung sicherlich gefördert wird), so habe ich doch einstweilen die Bezeichnung Bicolumella hier beibehalten, eben um von neuem meine, mit Gaupp übereinstimmende Ansicht von vornherein unzweideutig auszudrücken.

Die Entwicklung der Bicolumella auris bei einer Schildkröte ist, unter Berücksichtigung der frühontogenetischen Vorgänge, zum ersten Male untersucht worden von Noack (1907) und mir (1907, Verhandl. d. anatom. Ges.) an *Emys europaea* bezw. *lutaria*; dann von Bender (1911 und 1912) an *Testudo graeca* und Kunkel (1912 a) wieder an *Emys*. Da ich im entwicklungsgeschichtlichen Teile näher auf die Frage der Ontogenese der Bicolumella und der darüber handelnden Literatur einzugehen und kritisch zu besprechen habe, so begnüge ich mich jetzt mit folgenden Feststellungen: Noack und ich haben einen primären Zusammenhang zwischen dem medialen Teile der Bicolumella, also des Stapes, und der Ohrkapsel während der frühen Stadien der Ontogenese gefunden (m. E. durch Kunkel bestätigt, in der Schnittabbildung 2, welche er im Anat. Rekord (1912), p. 272, aus der Serie des jüngsten von ihm untersuchten Embryos gibt).

Nachtrag: Leider sehe ich mich gezwungen, hier nochmals auf die in letzter Zeit zwischen O. Bender und mir entstandene, von Bender (1912) eröffnete Polemik über die Entwicklung der Bicolumella auris der Schildkröten zurückzukommen.

Bender war (1912) in einem Punkte, nämlich das ontogenetische Verhältnis zwischen Stapesfußplatte und Ohrkapsel betreffend, in *Testudo* zu einem anderen Ergebnisse gekommen als ich in *Emys* (1907, Verhandlg. der anatom. Gesellsch. zu Würzburg): ich hatte angegeben, daß in *Emys* von vornherein ein ontogenetischer Zusammenhang zwischen dem Blastem der Fußplatte des Stapes der Bicolumella und dem Ohrkapselblastem bestünde, bezw. daß ich einen solchen in *Emys* gefunden hätte; Bender dagegen gibt an, daß in *Testudo* ein solcher Zusammenhang nicht bestehe, daß das Ohrkapselblastem und Fußplattenblastem von vornherein gegeneinander abzugrenzen seien. Diese, wie ich unten zeigen werde, im wesentlichen einzige Differenz von Bedeutung zwischen uns beiden, welche indessen nicht von schwerwiegender Bedeutung sein kann, in Anbetracht der Tatsache nämlich, daß auch in anderen Reptilformen ein von allem Anfange der Ontogenese an vorhandener Zusammenhang zwischen Ohrkapsel- und Stapesfußplattenblastem mit Sicherheit nachgewiesen ist (z. B. in *Lacerta* und manchen Ascalaboten durch Versluys, 1903, und mich, 1907 a. a. O.), in anderen, dazu noch jenen ersten nahe verwandten Arten (z. B. anderen Ascalaboten, vergl. z. B. meine Arbeit 1909 b), aber eine Abgrenzung beider Blasteme gegeneinander schon auf früher Stufe möglich ist, mit anderen Worten also beide Fälle nebeneinander vorkommen und beobachtet werden, so daß es gar keine Frage sein kann, ob wirklich die beiden Fälle vorkommen, sondern nur, wie diese Differenz genetisch zu deuten und zu verwerten ist, — ich sage, diese Differenz von, nach dem soeben Angegebenen, gewiß nicht schwerwiegender Bedeutung hat Bender genügt, sich die Basis zu einem Vorwurfe gegen mich zu schaffen, wie er schwerer gegen einen Naturforscher nicht mehr gerichtet werden kann, indem er mir auffallenden Mangel an wissenschaftlicher Gründlichkeit und Gewissenhaftigkeit vorwirft [1]. Jene Basis nun sollte ihm die von mir (angeblich!) befolgte Methode liefern, und so schuf sich Bender dieselbe, indem er die unwahre, und völlig frei erfundene Behauptung aufstellte, ich hätte, in meinem Vortrage auf der Münchener Anatomenversammlung (1912) über das Chondrocranicum der *Chelone imbricata*, angegeben, seiner Zeit (1907), zu meinen Untersuchungen über die Entwicklung der Bicolumella auris, welche, soweit sie Schildkröten betreffen, sich nur und ausschließlich auf *Emys* beziehen (s. meinen Vortrag auf der Anatomenversammlung zu Würzburg 1907), nur eine einzige Embryonalserie benützt zu haben. — Diese Basis des Bender'schen Vorwurfs ist aber unwahr. Abgesehen davon, daß aus dem Texte meines Würzburger Vortrages (1907) mit aller Deutlichkeit unmittelbar hervorgeht, daß ich zu meinen dem Texte zugrunde liegenden Untersuchungen mehrere Embryonen zur Verfügung hatte (im ganzen waren es 9 *Emys*-Embryonen) [2], und ich auch aus mehreren Embryonalserien Abbildungen gegeben hatte, habe ich nun Bender in zwei Erwiderungen (Anatom. Anz., Bd. 43, p. 59—64, und Bd. 44, p. 301—303) daran erinnert, daß ich in München überhaupt nicht die Bicolumella auris auch nur mit einem einzigen Worte erwähnt, also weder von ihrer makroskopischen und mikroskopischen Beschaffenheit noch von ihrer Entwicklung gesprochen, ebenso meine Untersuchungen aus 1907 (Verhdlg. der anatom. Gesellschaft) überhaupt nicht erwähnt, also auch mit keinem Worte eine Angabe über mein damaliges Untersuchungsmaterial gemacht habe. Es ist also die Basis des Bender'schen Angriffes auf meine Methode und damit auf meine wissenschaftliche Gewissenhaftigkeit als von Bender selbst frei erfunden und als unwahr erwiesen; womit auch der Angriff selbst in sich zusammen — und auf seinen Urheber zurückfällt [3].

---

[1] Ich setze den Bender'schen Vorwurf, welcher in der Fußnote No. 2 auf p. 45 der Arbeit Bender's aus 1912 steht, zwecks allgemeiner Verbreitung, nochmals im Originaltexte hierher: „Fuchs hat jetzt in seinem Vortrag auf dem Anatomenkongreß in München 1912 angegeben, daß er damals (1907) nur eine Serie von *Chelone* gehabt habe! Diese Mitteilung verdient gebührend hervorgehoben zu werden, denn sie wirft wieder ein Licht auf die Methode, nach der Fuchs in dieser Frage gearbeitet hat, und auf den Wert so von ihm gewonnener Resultate. Ich stelle hiermit fest, daß Fuchs es unternommen hat, aus einer einzigen Serie die ganze, bis dahin noch nicht untersuchte Entwicklung der Columella auris der Schildkröten herauszulesen und diese Ergebnisse einem Kongreß vorzutragen. Fuchs' Mitteilungen über diese Frage blieben seinerzeit in Würzburg natürlich nur deshalb unangefochten, weil er damals jede nähere Angabe über sein Untersuchungsmaterial unterließ.

Abgesehen von dem sachlichen Einwand, daß es überhaupt unmöglich ist, aus einer Serie eine Entwicklung herzuleiten, beweist es einen auffallenden Mangel an wissenschaftlicher Gründlichkeit und Gewissenhaftigkeit, einen an einem so handgreiflich ungenügenden Material untersuchten Entwicklungsvorgang, dessen Mannigfaltigkeit und Kompliziertheit aus vorliegender Untersuchung wohl hervorgeht, als völlig aufgeklärt zu veröffentlichen. Ich begnüge mich mit dieser Feststellung und kann das weitere Urteil über die von Fuchs auf diesem Wege gewonnenen Resultate den Fachgenossen überlassen."

[2] Daß ich in Würzburg (1907), während meines Vortrages, keine ins einzelne gehenden Angaben über Zahl und Größe der von mir benützten Embryonen gemacht habe, beruht nur darauf, daß einem zu einem Kongreßvortrage nur eine ganz beschränkte Zeit gewährt werden kann, welches in meinem damaligen Falle um so mehr in Betracht kam, als ich, außer über *Emys*, auch noch über andere Formen, nämlich *Lacerta* und *Salamandra*, sprechen wollte und auch gesprochen habe. Ich konnte daher nur ganz summarisch verfahren, wie es viele andere bei solcher Gelegenheit auch schon getan haben. Daß dies, abgesehen von Vorträgen, sonst, in ausführlicheren Arbeiten bei mir nicht Regel ist, kann ich belegen durch den Hinweis auf andere embryologische Untersuchungen von mir; z. B. meine Arbeit über die Entwicklung der Augengefäße des Kaninchens (1905, Anat. Hefte. 28. Bd., p. 1—251), oder auf diejenige über die Entwicklung der Gehörknöchelchen aus dem Jahre 1905 (Archiv f. Anatomie, Suppl.), oder diejenige über die Entwicklung der Clavicula in *Talpa* und *Erinaceus* (1912, Zeitschr. f. Morphologie und Anthropologie, 2. Sonderheft).

[3] Bender hat in seiner Erwiderung (Anat. Anz., Bd. 43, p. 284—286) auf meine erste Richtigstellung (Anat. Anz., Bd. 43, p. 59—64) behauptet, ich hätte in meinem Münchener Vortrage (1912) zwar nicht für *Emys*, wohl aber für *Chelone* angegeben, daß ich 1907 (Verhdlg. der anat. Gesellsch.) nur ein einziges Embryonalstadium untersucht hätte. Diese Behauptung ist nicht weniger unwahr. Ich verweise diesbezüglich auf meine zweite Richtigstellung im Anat. Anzeiger, Bd. 44, p. 301—303. Ich habe in München überhaupt nichts Derartiges angegeben, weder für *Chelone* noch für *Emys* (s. meinen gedruckten Münchener Vortrag), weil ich ja die Bicolumella auris überhaupt gar nicht erwähnt habe. Und *Chelone* habe ich 1907 überhaupt nicht

Damit ist für mich die persönliche Seite des Bender'schen Angriffes erledigt. Sie ist aber lehrreich, indem sie zeigt, in welcher Weise solche Angriffe und Äußerungen, wie sie Bender gegen mich getan hat, zustande kommen.

Über den sachlichen Teil der Controverse zwischen Bender und mir, und den sachlichen Teil meines Vortrages aus 1907, Verhandlg. der anatom. Gesellsch., als welch letzterer in Bender's Darstellung und Ausführungen (1912) in ganz auffallender Weise zu kurz kommt, möchte ich kurz folgendes hervorheben, weil es geeignet erscheint, die ganze Situation der in Rede stehenden Frage und ihrer bisherigen Lösung näher zu beleuchten.

Meine damaligen (1907) Ausführungen waren außerordentlich kurz, und sind in der schriftlichen Darstellung außerordentlich zusammengedrängt (was man im Hinblicke auf Bender's Verwertung derselben als einen Fehler betrachten könnte). Dennoch aber habe ich wohl bereits alles, wenigstens alles Wesentliche, angegeben, also auch gesehen und beobachtet, was später Kunkel (1911, 1912 a u. b) und Bender (1912) gesehen und beobachtet haben; eine Tatsache, welche weder aus Bender's, noch Kunkel's Darstellung irgendwie zu ersehen ist, welche ich jedoch jetzt beweisen werde.

Zuvor aber schicke ich folgende allgemeine Bemerkungen voraus.

Bender sagt (Anat. Anz., Bd. 43, p. 284): meine Angaben seien doppelt widerlegt: durch die seinigen über *Testudo* und diejenigen Kunkel's über *Emys*; wobei hervorzuheben ist, daß sich dies, nach der ganzen Sachlage überhaupt, nur auf einen Punkt beziehen könnte, nämlich die Beziehungen des Stapes zur Ohrkapsel während der Ontogenese.

Ich bemerke dazu: durch Bender's Beobachtungen an *Testudo* können die meinigen an *Emys* überhaupt nicht widerlegt werden. Denn: durch Versluys (welchen Bender doch wohl als zuverlässig gelten lassen wird) und mich ist festgestellt, daß innerhalb der Reihe der Lacertilier, also bei einander nahestehenden Formen, das Verhältnis zwischen Ohrkapsel und Stapes während der Ontogenese ganz verschieden sein kann; ja sogar innerhalb der Gruppen der Ascalaboten, indem bei der einen Gruppe beide Gebilde von vornherein gegeneinander abzugrenzen sind, bei der anderen nicht, hier also ein primärer Zusammenhang besteht. Ganz das gleiche kann bei den Schildkröten der Fall sein, zumal ich meine Angabe über einen derartigen primären Zusammenhang für *Emys* durchaus aufrecht halte. Die Frage ist also nicht, ob so etwas vorkommt, sondern: wie das zu deuten sei, was als das Primäre und was als das Sekundäre zu gelten habe. Da m. E. diese Frage nicht an den Reptilien entschieden werden kann, ist sie an den Amphibien zu entscheiden, und zwar m. E. an den Urodelen, welche ich für am primitivsten halte. Hier dürfte aber die Entscheidung zu meinen Gunsten ausfallen.

Es bleiben also noch Kunkel's Angaben für *Emys* (1911, 1912 a u. b) [1], deren Wert als meine Angaben über das gleiche Tier widerlegend sich aus dem Folgenden ergeben wird.

Ich kehre nun zu der vorhin von mir aufgestellten Behauptung, daß in meinen Angaben, trotz ihrer außerordentlichen Kürze und Gedrängtheit, schon alles Wesentliche enthalten ist, was später Kunkel und Bender angegeben haben, enthalten sei, zurück und stelle dieserhalb folgendes fest:

1. Die von Bender (1912) für *Testudo* angegebene einheitliche Anlage der Bicolumella auris auf frühester Stufe der Entwicklung ist von mir schon 1907 für *Emys* (im Gegensatze zu meinen Befunden an *Lacerta*) angegeben und hervorgehoben worden (was Bender nicht erwähnt). Bender hat also nichts Neues gefunden, sondern meinen Befund an *Emys* für *Testudo* bestätigt. Kunkel (1912, A. R., p. 269) hat mich für *Emys* bestätigt (was Kunkel nicht erwähnt).

Ich habe für *Emys* 1907 (z. T. in Übereinstimmung mit Noack) weiter gefunden:

2. daß im frühen Knorpelstadium eine deutliche Grenze zwischen Stapes und Extracolumella vorhanden ist (gegen Noack; bestätigt von Kunkel, 1911, A. A., p. 362);

3. daß diese Grenze später allmählich verschwindet (bestätigt durch Kunkel, 1912, J. M., p. 742, und 1911, A. A., p. 362);

4. daß die Extracolumella niemals in Zusammenhang steht mit dem ventralen Teile der Hyoidbogenspange (auch Kunkel hat, soviel ich seinen Mitteilungen entnehme, keinen solchen Zusammenhang bei *Emys* gefunden, also meinen Befund bestätigt [1911, A. A., p. 362]. In 1912, A. R, p. 269, sagt er zwar: „In *Emys* the columella is connected with an extracolumella and an interhyale, the latter of which Bender has shown connects it with the hyoid arch.“ Aber dieser Satz beweist nur, daß auch Kunkel bei *Emys* keinen derartigen Zusammenhang gesehen hat, denn die Bender'sche Angabe bezieht sich auf *Testudo*);

5. daß die Extracolumella, vom Stadium des Chondroblastems an, an ihrer ventrocaudalen Ecke, einen Chondroblastemstab abwärts sendet, welcher frühzeitig und sekundär mit der Pars articularis des Meckel'schen Knorpels verschmilzt, aber niemals mit der kurzen Pars ventralis der Hyoidbogenspange in Zusammenhang steht (von Kunkel bestätigt, 1912, A. A., p. 362).

Dieser Chondroblastemstab enthält in seinen oberen Abschnitten nichts anderes als den von Bender und Kunkel (1912, A. R.) als Interhyale oder Pars interhyalis bezeichneten Teil, welcher also doch wohl von mir zuerst gesehen worden ist, nicht von Bender oder Kunkel. Ich habe ihn bloß nicht „Interhyale“ genannt, was ich aber auch heute noch nicht tun möchte, und zwar deswegen nicht, weil diese Bezeichnung auch für die Säuger gebraucht wird, m. E. aber das „Interhyale“ der Säuger und dasjenige der Reptilien nicht homolog sind; denn dasjenige der Reptilien geht an die Extracolumella, dasjenige der Säuger an den Stapes, welcher dem Stapes der Reptilien, ohne die Extracolumella, entspricht. Auch ist die Ontogenese beider verschieden.

6. Daß, wie ich ausdrücklich (p. 21) hervorgehoben habe, der dorsale Teil dieses Chondroblastemstranges verknorpelt

untersucht, meine damaligen Untersuchungen bezogen sich ausschließlich auf *Emys*, worüber mein Würzburger Vortrag nicht den geringsten Zweifel aufkommen läßt. Ich hätte also schon aus diesem Grunde in meinem Münchener Vortrage (1912) gerade über *Chelone* überhaupt keine derartige Angabe, wie sie Bender gehört haben will, machen können.

[1] Ich führe Kunkel's Arbeiten, welche 1911 im Anatomischen Anzeiger, 1912 im Anatomical Record und 1912 im Journal of Morphologie erschienen sind, im folgenden an unter den Bezeichnungen: 1911, A. A.; 1912, A. R; 1912, J. M.

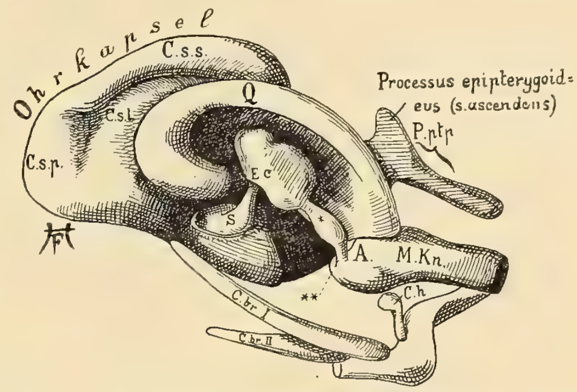
und dann einen ventralwärts gerichteten Fortsatz der Extracolumella an ihrer ventrocaudalen Ecke bildet, während der ventrale, in den Meckel'schen Knorpel übergehende Teil sich zu einem bindegewebigen Ligament umbildet; welch beide sich in Fig. 4, p. 20 meines Würzburger Vortrages abgebildet habe (von Kunkel in allem Wesentlichen bestätigt, 1912, J. M., p. 743). Ich setze die betreffende Figur hier nochmals her (siehe Textfigur 8, p. 87, und die Erklärung derselben).

Daß ich diesen ganzen Chondroblastemstab und die aus ihm hervorgehenden Teile, mitsamt der ihnen verbundenen Extracolumella, zum Hyoidbogenskelette rechne, habe ich klar und deutlich ausgesprochen und begründet, und ist doch wohl auch die Ansicht Kunkel's.

Der soeben, unter 6, angeführte Fortsatz der Extracolumella ist nichts anderes als der, welchen Kunkel, im Anschluß an Bender, Processus interhyalis nennt; welchen also doch wohl wieder ich zuerst gesehen und auch abgebildet habe. Kunkel aber schreibt mir (1912, J. M., p. 743) nur die Entdeckung des Ligamentes zu, sich aber und Bender diejenige des Processus interhyalis. Ich habe den Fortsatz bloß nicht „interhyalis" genannt, aus dem vorhin schon angegebenen Grunde, und nenne ihn auch heute nur Processus inferior.

7. Daß der Stapes, also das mediale Stück der Bicolumella, bis zum Jungknorpelstadium mit der Ohrkapsel zusammenhängt, und zwar insbesondere an einer ganz bestimmten Stelle des Umfanges der Fußplatte und des ovalen Fensters, nämlich im Bereiche des dorsalen Randes.

Auch diese Angabe ist doch wohl im wesentlichen von Kunkel bestätigt worden, indem der Autor, über das gegenseitige Verhältnis von Stapesfußplatte und Ohrkapsel, angibt: 1. 1912, A. R., p. 273: für das zweitjüngste von ihm untersuchte Stadium (Embryo von 5,2 mm Carapaxlänge): „Anteriorly and ventrally, as well as anterodorsally, there is a distinct line of demarcation between the capsular wall and the fenestral plate although postero-dorsally there is a more gradual transition between the two structure"[1]; 2. 1912, A. R., p. 278: für sein Stadium von 8 mm Carapaxlänge (in welchem die Verknorpelung wohl in vollem Gange ist): „The fenestral plate of the columella is well separated from the margins of the fenestra especially along its ventral margin, but even along the upper margin where the continuity between the fenestral plate and the capsule is more apparent, the differentiation is appreciable"[1]. Diese Worte Kunkel's besagen, m. E., im wesentlichen doch wohl dasselbe, was ich früher noch für das Jungknorpelstadium angegeben und auch (in meiner Fig. 22, Taf. II) abgebildet, und nur mit etwas anderen Worten ausgedrückt habe. Bender aber hat gerade meine eben genannte Figur, und zwar gerade wegen des von Kunkel jetzt doch wohl bestätigten Punktes, sehr lebhaft beanstandet.



Textfig. 8. Regio otica eines Embryos der *Emys europaea* s. *lutaria* mit 7,4 mm Msl (auf der Grenze zwischen Jung- und reifem Knorpelstadium), nach einem Plattenmodelle, in lateraler Ansicht. Buchstabenerklärung: *A* = Pars articularis des Meckel'schen Knorpels (*M. Kn.*). *C. br. I.* = Cornu branchiale primum. *C. br. II.* = Cornu branchiale secundum. *C. h.* = Cornu hyale. *C. s. l.* = Prominentia canalis semicircularis lateralis. *C. s. p.* = Prominentia canalis semicircularis posterior. *C. s. s.* = Prominentia canalis semicircularis superior. *E. c.* = Extracolumella bicolumellae auris. *M. Kn.* = Meckel'scher Knorpel. *P. ptp.* = Processus pterygopalatinus Palatoquadrati. *Q* = Pars quadrati palatoquadrati. *S* = Stapes bicolumellae auris. * = Processus inferior („interhyalis") Extracolumellae. ** = Ligamentum mandibuloextracolumellare.

Die bis jetzt aufgezählte Summe enthält, mit einer einzigen, gleich zu nennenden Ausnahme, alle wesentlichen von mir, in meinem Würzburger Vortrage (1907), behandelten Punkte. Nach den gegebenen Citaten und angegebenen Belegstellen darf ich es wohl als eine von mir bewiesene Tatsache bezeichnen, daß in allen diesen Punkten Kunkel in allem Wesentlichen meine Angaben bestätigt hat. Füge ich noch hinzu, daß auch Kunkel kaum weitere neue Punkte von wesentlicher Bedeutung zu den von mir behandelten hinzugefügt hat, so darf ich wohl nicht nur Kunkel's Angaben als eine Bestätigung der meinigen im allgemeinen ansehen (was allerdings auch aus Kunkel's Worten kaum zu ersehen ist), sondern auch behaupten, daß meine Darstellung, trotz ihrer außerordentlich gedrängten und summarisch zusammengefaßten Beschaffenheit (welche, an dem Verhalten Bender's gemessen, als Fehler bezeichnet werden könnte), bereits alle wesentlichen, von der Nachuntersuchung beachteten Punkte enthält und beantwortet hat, und zwar zutreffend. Da klingt es doch wohl etwas eigentümlich, wenn Bender generell nur zu berichten weiß, daß meine Angaben durch Kunkel widerlegt seien.

8. Dies letztere ist nur dadurch möglich, daß Bender sich fast ausschließlich auf Wiedergabe und Kritik eines einzigen Punktes meiner Angaben beschränkt. Dieser Punkt ist der soeben, als bisher noch nicht besprochen, erwähnte und bildet zugleich den einzigen Differenzpunkt von Bedeutung zwischen Kunkel und mir: es handelt sich um das gegenseitige Verhältnis zwischen Stapes und Ohrkapsel auf der Stufe der ersten Anlage.

Ich habe seinerzeit (1907) angegeben, daß ich auf der jüngsten Stufe meiner Embryonalreihe einen continuierlichen Zusammenhang zwischen den Anlagen der Ohrkapsel und des Stapes (insbesondere also der späteren Stapesfußplatte) gesehen hätte; Kunkel hingegen sagt (1912, A. R., p. 270): „In my youngest embryo the columella exhibits a much more advanced stage of chondrification, especially at its lateral end, than the otic capsule. Its median end presses slightly against the lateral wall of the cochlear portion of the capsule at a point corresponding to the future fenestra vestibuli which has not yet formed . . .

[1] Von mir gesperrt, H. F.

In this and the succeeding stage the more advanced chondrification of the columella is quite distinct from that of the capsule"[1].

Wie ist dieser Gegensatz zwischen Kunkel und mir zu erklären? Ich kann heute noch nicht vollen Aufschluß darüber geben und verweise auf spätere ausführlichere Darlegungen. Ich stelle für heute folgendes fest: Kunkel's jüngster Embryo hat eine Carapaxlänge von 4,7 mm, der meinige eine Gesamtlänge von 5,6—5,7 mm. Mein jüngstes Stadium dürfte danach vielleicht noch etwas jünger sein als dasjenige Kunkel's, jedenfalls nicht älter.

Ich habe nun, nach nochmaliger genauester objektiver Prüfung der Serie, von meiner früheren Angabe nichts zurückzunehmen; welch letzteres ich ohne weiteres tun würde, wenn ich jetzt etwas anderes sähe als früher und mich früher also geirrt hätte; ich sehe auch jetzt das Blastem des Stapes medialwärts continuierlich in dasjenige der Ohrkapsel übergehen, medial von der Vena capitis lateralis, wie in meinen früheren Abbildungen dargestellt. Ich bin bereit, jedem Fachgenossen, oder einer Kommission von Fachgenossen, die Serie zur Prüfung und Kritik meiner Angabe vorzulegen.

Wie sich also diese Differenz — die einzige — zwischen Kunkel und mir lösen wird, kann ich noch nicht sagen. Ich möchte nur folgendes bemerken: 1. Wie vorhin angegeben, hat Kunkel ja für die späteren Stadien, und zwar schon von dem zweitjüngsten an, meine frühere Angabe von einem Zusammenhange zwischen Stapesfußplatte und Ohrkapsel bestätigt. Sollte ich mich da nun wirklich gerade im ersten Stadium irren? — 2. Wenn man Kunkel's soeben zitierten Worte liest, fällt einem auf, daß er immer nur von der „Chondrification" der Columella (Bicolumella) bezw. des Stapes spricht und sagt, diese sei „quite distinct from that of capsule". Wenn ich recht verstehe, ist daraus zu schließen, daß Kunkel bei seinen Feststellungen für diese erste Stufe weniger auf einen eventuellen direkten Zusammenhang zwischen Ohrkapsel und Stapes geachtet oder wenigstens daran gedacht hat, als vielmehr nur an eine zeitliche Differenz zwischen Stapes und Ohrkapsel in der Entwicklungsgeschwindigkeit und Geschwindigkeit der histiologischen Differenzierung. Und in seiner Arbeit aus 1912, J. M., p. 743, begründet er seine Ansicht über die Herkunft des Stapes bezw. der ganzen Bicolumella mit folgenden Worten: „Noack's conclusion (07) that the columella of chelonians is a derivative of the capsular wall is not confirmed by my observations. In one of my earlier stages (carapace length, 5,2 mm) the blastema of the columella is distinctly in the prechondrial stage while that of the capsule has not proceeded so far." Kunkel spricht also hier eigentlich immer nur davon, daß die Entwicklung des Stapes (auf diesen darf ich mich wohl beschränken, da ja auch ich (1907) die Extracolumella, gegebenenfalls mit allen zu ihr gehörigen Fortsätzen, zum Hyoidbogenskelette gerechnet habe) derjenigen der Ohrkapsel etwas voraus ist. Das ist eine schon vorher wiederholt bei Reptilien gemachte Beobachtung und geht insbesondere für *Emys* auch aus meinen früheren Abbildungen und meinem Texte (1907) hervor; übrigens betrifft dies nach meiner Erfahrung nicht alle Teile der Ohrkapsel (wenigstens nicht immer) und auch nicht alle Stufen der Entwicklung. Ich für meine Person kann in dieser Erscheinung keinen hinreichenden Grund gegen die Ableitung des Stapes oder von Teilen desselben von der Ohrkapsel erblicken; denn: 1. trifft, z. B. bei *Emys*, die gleiche Erscheinung auch zwischen Stapes und Hyoidbogenspange zu, indem die letztere ebenfalls anfangs gegen den Stapes in der Entwicklung zurück ist, also dürfte dann danach der Stapes auch nicht von der Hyoidbogenspange abgeleitet werden; 2. fehlt diese Erscheinung bei den Urodelen, wenigstens bei *Salamandra* und *Siredon*. Bei *Salamandra* ist die Entwicklung der Columella (welche wohl ausschließlich dem Stapes entspricht) gegen die Ohrkapsel in der Entwicklung bedeutend zurück.

Schließlich bemerke ich noch, daß ich in Kunkel's Figur 2 auf p. 272 seiner Arbeit im A. R., 1912, welche aus der Serie des jüngsten von ihm untersuchten Embryos stammt, zwar den etwas weiter fortgeschrittenen Entwicklungsgrad des Stapes gegen die Ohrkapsel und die Extracolumella erkennen kann, nicht aber eine auch nur einigermaßen distincte Grenze zwischen Stapes- und Ohrkapselblastem. Nach meiner Ansicht bestätigt diese Figur Kunkel's geradezu meine Angabe eines primären Zusammenhanges zwischen den beiden Blastemen schon auf frühester Entwicklungsstufe.

Nach dem Gesagten darf ich doch wohl behaupten, daß selbst in dem einzigen Differenzpunkte von Bedeutung zwischen Kunkel und mir, ob nämlich bei *Emys* auch schon auf der ersten Stufe der Entwicklung ein Zusammenhang zwischen medialem Abschnitte des Stapes und Ohrkapsel gegeben sei oder nicht, durch Kunkels Angaben die Sache noch nicht zu meinen Ungunsten endgültig entschieden ist; wie ich denn meine Angabe für meine jüngste Serie aufrecht halte und die Fußplatte des Reptil-Stapes aus der Ohrkapsel entstehen lasse; wobei ich darauf aufmerksam mache, daß ich, in meiner Zusammenfassung in 1907, Verhandlungen der anat. Gesellsch. (p. 23), ausdrücklich nur für die Fußplatte diese Herkunft mit Bestimmtheit vertreten habe; was aus Bender's Darstellung nie hervorgeht, da er auch bei mir immer nur generell von der Columella spricht, so daß der Leser meinen könnte, ich hätte die ganze Bicolumella s. Columella von der Ohrkapsel abgeleitet, was mir nie im Traume eingefallen ist.

Nach den vorangegangenen Feststellungen, deren Richtigkeit und Wahrheit nun jeder leicht nachprüfen kann, da ich für alle von mir aufgestellten Behauptungen und Angaben die Seitenzahlen der in Betracht kommenden Kunkel'schen Arbeiten angegeben habe, kann ich das Urteil darüber, ob es richtig und berechtigt ist, wenn Bender, in seiner Replik (Anat. Anz., 43. Bd., No. 10/11, p. 284), ganz generell schreibt, er hätte nachgewiesen, „daß die Fuchs'schen Mitteilungen über die Herkunft der Columella auris bei Schildkröten irrig sind", und meine Angaben seien, da ihn Kunkel an *Emys*, also an meinem Untersuchungsobjekte, bestätigt habe, „doppelt und endgültig widerlegt", vertrauensvoll der vorurteilslosen Prüfung der Wissenschaft anheimgeben; gleichwie darüber, ob die Art und Weise der Bender'schen Kritik berechtigt ist, sogar für den Fall, daß in dem einzigen, soeben angeführten Differenzpunkte zwischen Kunkel und mir der Irrtum in der Beobachtung auf meiner Seite gewesen wäre. Nach meiner Auffassung hat mich Kunkel in allem Wesentlichen bestätigt und meinen Beobachtungen kaum Neues von wesentlicher Bedeutung hinzugefügt. Da nimmt sich das Urteil Bender's, welcher eben fast alle meine sachlichen Angaben übergangen hat, doch recht merkwürdig aus.

[1] Von mir gesperrt, H. F.

Zum Schlusse erkläre ich: Nicht daß Bender versucht hat, zu prüfen, ob das seinerzeit mir vorgelegene *Emys*-Material ausreichend, und nachzuweisen, daß dies, nach seiner Ansicht, nicht der Fall gewesen sei; noch daß ich von ihm nicht genug zitiert worden wäre, hätte mich je veranlaßt, Bender zu antworten. Vielmehr habe ich geantwortet, weil er unrichtige Angaben gemacht und daraufhin mich diskreditiert hat. Und zwar steht die Sache so: Meine erste Antwort ist (Anat. Anz., Bd. 43) erfolgt, weil Bender: 1. generell gesagt hat: „Ich stelle hiermit fest, daß Fuchs es unternommen hat, aus einer einzigen Serie die ganze, bis dahin noch nicht untersuchte Entwicklung der Columella auris der Schildkröten herauszulesen und diese Ergebnisse einem Kongreß vorzutragen"; d. h. also: eine, wie früher (Anat. Anz., Bd. 43 und Bd. 44) und oben dargetan (da mir zu meinem Würzburger Vortrage 9 Serien zur Verfügung gestanden hatten, wobei zu bemerken ist, daß aus meinem Vortrage klipp und klar hervorging, daß ich nicht eine, sondern mehrere Serien hatte, und ich niemals, nirgends gesagt oder angegeben habe [weder für *Chelone* noch für *Emys*], ich hätte nur eine einzige Embryonalstufe zu meinen Untersuchungen über die Entwicklung der Bicolumella auris benützt), gänzlich unrichtige und unwahre, und für mich verletzende Behauptung aufgestellt hat; und 2. ihm diese absolut unrichtige Behauptung genügt hat, den denkbar schwersten Vorwurf, welcher gegen einen Forscher gerichtet werden kann, gegen mich zu richten, indem er, unter Hinweis auf die eben zitierte Behauptung und der daraus abgeleiteten, von mir angeblich befolgten Methode, schrieb, es beweise „einen auffallenden Mangel an wissenschaftlicher Gründlichkeit und Gewissenhaftigkeit, einen an einem so handgreiflich ungenügenden Material (d. h. also, gemäß der Bender'schen Behauptung, an einer Serie, d. Ref.) untersuchten Entwicklungsvorgang . . . als völlig aufgeklärt zu veröffentlichen". — Meine zweite (Anat. Anz., Bd. 44) und die vorliegende dritte Antwort sind erfolgt, weil Bender, in seiner Replik (Anat. Anz., Bd. 43), 1. die eben genannte, gänzlich unrichtige und unwahre Behauptung, in neuer Form, wiederholt, und 2. die Sachlage so dargestellt hat, als seien meine Angaben über Herkunft und Entwicklung der Bicolumella auris der *Emys* von Kunkel ganz generell widerlegt worden, was auf seine Richtigkeit zu prüfen mir doch immerhin lehrreich erschien, gleichwie die Feststellung der Tatsache, daß meine Angaben aus 1907, trotz ihrer lakonischen Kürze, alles Wesentliche enthalten, was später auch Bender und Kunkel gefunden haben.

Und nun zuletzt noch folgende Bemerkung: Wie fast alle meine sachlichen Angaben über die Entwicklung der Bicolumella auris der *Emys* aus 1907, so hat Bender, obwohl seine Arbeit aus 1912 den gleichen Gegenstand in *Testudo* behandelt, auch meine Untersuchungen über die Entwicklung des Hyobranchialskelettes der *Emys* (1907, Anat. Anz., Bd. 31) vollständig übergangen und totgeschwiegen: er führt sie nicht einmal im Litteraturverzeichnisse an. Dabei wird der Leser finden, daß ich darin in manchem Punkte sogar mehr gesehen habe als Bender, und sagt Kunkel (1912, J. M., p. 744) ausdrücklich: „The development of the hyoid and visceral arches of *Emys* has already been described by Fuchs ('10; NB! '10 ist ein Druckfehler, es müßte '07 heißen, H. F.) to whose account I can add from my own study of this region only a few points." — Also auch hier Bestätigung durch Kunkel. — Damit schließe ich die Diskussion.

Nachtrag bei der Korrektur. Noch habe ich zu bemerken, daß inzwischen, trotz ihrer Unwahrheit und trotz meiner zweimaligen berichtigenden Bemerkungen (im Anat. Anz., a. a. O.), die Bender'schen Vorwürfe gegen mich schon Propaganda gemacht haben; nämlich ein amerikanischer Forscher, Lucy Wright Smith, Instructor of Zoology, Mt. Holyoke College, hat sich Bender's Vorwurf gegen mich zu eigen gemacht: im Anat. Anz., Bd. 46, No. 20/21, p. 547—560, die Entwicklung der Bicolumella auris in *Chrysemys marginata* beschreibend, tut er, auf p. 548, meine Arbeit und Angaben mit folgenden Worten, kurz und bündig, ab: „In the following discussion Fuchs' work is disregarded on Bender's authority that his results were based on a single series which, of course, is not adequate in a developmental study."

Ich komme auf diese Arbeit, welche, m. E., in Wort und Bild (vergl. z. B. die Ausführungen des Auktors auf p. 551 und 552, und seine Figur 4 auf p. 552), eine ganz unverkennbare Bestätigung meiner sachlichen Angaben liefert und dies nur nicht eingesteht, weil sie sich nicht von Bender's „Autorität" freimachen kann, — eine Autorität, deren Druck auf den Verfasser so groß ist, daß er eine eigene ursprüngliche, richtige, und mit mir übereinstimmende, also mich bestätigende Auslegung und Deutung einer eigenen richtigen und wichtigen, gleichfalls wieder mit mir übereinstimmenden Beobachtung nachträglich wieder verwirft; nämlich betreffend folgende Beobachtung und deren Deutung: daß frühzeitig eine Verdichtung der Zellenmasse der Anlage der Ohrkapsel an einer bestimmten Stelle der lateralen Wand stattfindet und daß diese verdichtete Stelle die Anlage der Fußplatte des Stapes (bezw. der Bicolumella) sei. Diese richtige Deutung der sehr richtigen Beobachtung hegte der Auktor, nach eigenem Eingeständnis (p. 551), so lange wie er Bender's Arbeit noch nicht kannte, hat sie dann aber unter dem Eindrucke der Arbeit Bender's, welcher die Behauptung aufgestellt hat, daß es sich in ähnlich gelagerten früheren Fällen um die Anlage der Crista parotica gehandelt habe — eine Behauptung, welche ich selbst, soweit es sich um meine Arbeit handelt, jedenfalls aufs entschiedenste als falsch und ganz unbegründet zurückweisen muß —, wieder verlassen, obgleich er einsieht, daß es sich um die Anlage der Crista parotica gar nicht handeln kann, da die betreffende Verdichtung der Zellenmasse ganz im ventralen Teile der lateralen Wand liegt, nicht im dorsalen; was ich aus meinen eigenen früheren Beobachtungen bestätigen kann. Auf dem genannten Wege also kommt der Auktor zu dem Ergebnis (p. 552): „In view of this and Bender's own work on *Testudo graeca*, at the present time the writer is inclined to believe that there is probably no element of capsular origin in the columella of *Chrysemys marginata*." —, ich sage: ich komme auf diese Arbeit noch im entwicklungsgeschichtlichen Teile meiner Untersuchungen zurück.

Für heute sei nur bemerkt, daß das ganz unter Bender's Einfluß stehende Vorgehen des Smith gegen mich und meine Arbeiten höchstens beweist, daß der Autor meine Arbeiten (aus 1907 und 1909), noch meine Berichtigungen gegen Bender, gar nicht selbst gelesen hat. Denn sonst hätte er nicht solchem Irrtume verfallen und sich nicht Bender's unwahren Vorwurf aneignen können. Kunkel, der meine Arbeit offenkundig selbst gelesen hat, ist ja auch nicht zu solch unwahren Behauptungen gekommen wie Bender, und jetzt, durch des letzteren „Autorität", Smith.

Ich schließe diese ganze Zurückweisung mit der Bemerkung und in der festen Überzeugung: die Wahrheit hat sich noch immer Bahn gebrochen und durchgesetzt, — freilich bedarf sie dazu der Zeit als Bundesgenossen! —, sie wird es auch in diesem Falle tun!

5. Tectum cranii (Fig. 1, 2, 3 und 4, Taf. 1, 2, 3 und 4).

Nick hat an seinem Materiale, namentlich bei *Dermochelys* und *Chelone midas*, einen außerordentlich starken Ausbildungsgrad des Tectum gefunden und beschrieben (p. 101—104).

Wie meine Präparate lehren, trifft die von Nick für den reifen *Midas*-Embryo gegebene Darstellung in allem Wesentlichen auch für *Imbricata* auf der gleichen Stufe zu. Bei jüngeren Embryonen indessen liegen die Dinge anders; so noch auf der Stufe meines Modelles, welche ich zuerst beschreibe.

Den Hauptteil des Tectum cranii commune bildet das Tectum posterius (Gaupp); eine breite gewölbte Knorpelplatte, welche sich zwischen den dorsocaudalen Teilen der Ohrkapsel ausspannt, ohne mit den Occipitalpfeilern in Zusammenhang zu treten; wie dies auch Gaupp (1905/06, p. 787) und Nick (1912, p. 102) für *Chelone midas*, Nick ferner noch für *Dermochelys* und *Chelydra*, Kunkel (1912 b) für *Emys* (welches ich bestätigen kann) gefunden haben, und ich außerdem noch für *Podocnemis* (der oben genannten Stufe) angeben kann. Es liegt also hier, bei den Schildkröten, in dem Tectum posterius ein typisches Tectum synoticum vor, wie es auch Voit (1909) für das Kaninchen gefunden hat. Es kommt aber beim Kaninchen, im Gegensatze zu den Schildkröten, dennoch zur Verwachsung zwischen den Occipitalpfeilern und dem Tectum posterius (Voit, 1909, p. 544), gleichwie nach Fischer (1903, p. 390) auch bei Affen- *(Semnopithecus-)* Embryonen, und wie es auch beim Menschen der Fall ist.

Die dorsale und ventrale Seite dieser Tectumplatte sind beide in je zwei aufeinander senkrechten Richtungen verschieden gewölbt: die dorsale ist konvex in querer (transversaler), konkav in rostrocaudaler Richtung; umgekehrt die ventrale; konkav in querer, konvex in rostrocaudaler Richtung (Fig. 1—4, Taf. 1—4). So kommt es, daß der vordere, gegen das Cavum cranii, mit einem in rostraler Richtung konvexen Rande, vorspringende Teil der Platte gegen den caudalen Teil derselben aufgerichtet erscheint, in schräger Richtung, von hinten unten nach vorn oben; ein Merkmal, in welchem man gewiß den Einfluß des wachsenden und, infolge der Ausbildung der Tropidobasie des Schädels, nach hinten gedrängten Gehirnes erblicken darf.

Der hintere Rand zieht sich stark caudalwärts aus, indem er dabei, von etwas unterhalb der Spitze der Occipitalpfeiler an, allmählich schräg caudal- und dorsalwärts aufsteigt, bis er, in der Medianlinie, in Form eines in zwei Zipfeln gespaltenen, stachelförmigen Höckers endigt (Fig. 2, 3 und 4, Taf. 2—4). Dieser Fortsatz, welcher später noch weiter auswächst und dann, in dieser Verlängerung, den knorpeligen Teil der Grundlage der sogenannten Spina occipitalis (Hoffmann, 1885) oder Crista supraoccipitalis (Siebenrock, 1907, p. 254) abgibt, ragt schon auf der Stufe des Modelles ein gut Stück weit caudalwärts über die Ebene des Condylus occipitalis hinaus, so daß das Foramen magnum, welches ja in seinem dorsalen Teile vom Tectum begrenzt wird, in der oben (p. 65) angegebenen Weise winkelig gestaltet wird. — Der Übergang des unteren Tectumrandes in den caudomedialen Rand der Ohrkapsel geschieht über dem medialen Teile des Processus paroticus, etwas nach unten, vorn und lateral von der Spitze des Occipitalpfeilers (Fig. 4, Taf. 4). — Ein medianer Fortsatz des vorderen (oberen) Randes, welcher dem Processus ascendens der *Lacerta* (Gaupp) und der Taenia tecti media des Frosches (Gaupp) entspräche, ist auf dieser Stufe nicht vorhanden; der vordere Rand springt zwar vorn, gegen das Cavum cranii hin, etwas vor, aber nur in leicht gewölbtem Bogen; ein eigentlicher Fortsatz fehlt.

Der obere Teil des Tectum posterius setzt sich jederseits vorwärts fort in eine nicht ganz sagittal, sondern etwas schräg, von caudal medial nach rostral lateral, verlaufende, in ihrem hinteren Teile mit der dorsalen Kante der Ohrkapsel verwachsene, vorn dagegen von derselben durch eine Spalte, welche nach vorn zu in den oberen Teil der Fenestra prootica übergeht (Fig. 1, Taf. 1), getrennte Knorpelplatte, welche unzweifelhaft der Taenia marginalis der *Lacerta* (Gaupp, 1900) und der Froschlarve von 29 mm Gesamtlänge (s. Gaupp's Modell) entspricht, bei *Chelone* indessen, wegen ihrer Breite, Lamina marginalis genannt werden könnte. Dieselbe geht vorn in die Seitenwand der Orbitalregion über. — Oberhalb dieser Lamina, parallel zu

ihr, verläuft eine runde Knorpelspange, welche, in ihrer Ausdehnung, etwa der sagittalen Ausdehnung der Ohrkapsel entspricht und vorn und hinten, sich abwärts wendend, mit der Taenia (Lamina) marginalis zusammenfließt. Man könnte dieselbe Taenia marginalis superior oder accessoria oder kurz supramarginalis nennen. Auf der rechten Seite des Modelles ist die Spange nicht ganz vollständig; es fehlt ihr hier der vordere Abschnitt. Dies wird gleich verständlich werden. In der Serie nämlich sind die Taenia marginalis und supramarginalis durch einen Zug dichten Gewebes miteinander verbunden, welches hier und da zerstreut schon deutliche Knorpelzellen erkennen läßt, im übrigen aber im Aussehen an verdichtetes Bindegewebe erinnert; es ist dieselbe Erscheinung, wie ich sie oben für Teile der Basalplatte beschrieben habe. Und dieser Zug verdichteten Gewebes erstreckt sich, auf jeder Seite, von der Taenia supramarginalis an, auch noch nach oben (dorsalwärts), bis sich die beiderseitigen Züge dorsal in der Medianlinie vereinigen, gleichwie sie caudalwärts kontinuierlich in den vorderen Rand des Tectum posterius übergehen. So entsteht in diesem ganzen Gebiete dorsal, unmittelbar nach vorn von dem Tectum posterius und in direktem Anschlusse an dasselbe, eine vollständige skelettartige Umhüllung des Cavum cranii. In diesem Gewebe liegen auch noch dorsalwärts von der Taenia supramarginalis zahlreiche, zerstreute, oft nur winzig kleine Knorpelstückchen, welche ich nicht mitmodelliert habe. Dieselben deuten schon darauf hin, daß wir es hier mit einem chondroblastischen Gewebe zu tun haben; und dies wird dadurch zur Evidenz, daß wir beim reifen Fetus in der Tat das hyalinknorpelige Tectum auch dieses Gebiet einnehmen sehen.

Des näheren verhält sich beim reifen Fetus die Sache folgendermaßen:

Der caudale mediane Fortsatz des Tectum ist relativ größer geworden, wie schon angegeben. Das Tectum ist nicht nur in der Regio occipitalis, in welcher es, in der oben (p. 64, 65 u. 90) beschriebenen Weise, von den Occipitalpfeilern getrennt und abgegrenzt ist, sondern auch in der caudalen Hälfte der Regio otica dorsal und seitlich vollkommen knorpelig geschlossen; nach vorn etwa bis zu einer durch die Mitte der beiden Fenestrae ovales (also etwa die Mitte der Ohrkapsel) gelegten Querebene. Von hier ab wird, noch weiter nach vorn zu, an der Grenze zwischen dem dorsomedianen und den beiden seitlichen, vom oberen Rande der Ohrkapseln ausgehenden Teilen ein, nach vorn zu ganz allmählich etwas breiter werdender Gewebsstreif zunächst mehr faserknorpelig und schließlich bindegewebig; doch so, daß dieses Bindegewebe sich, durch seine Dichtigkeit, gegen das benachbarte typische Bindegewebe sofort abhebt und außerdem auch hier und da noch kleine Knorpelinseln aufweist; zum Beweise, daß dieses verdichtete Bindegewebe dem Knorpelgewebe verwandt ist, sei es nun, daß es aus solchem, früher (phylogenetisch) einmal hier vorhanden gewesenem Knorpelgewebe, durch Reduktion der Knorpelbeschaffenheit, hervorgegangen ist, sei es, daß es auch hier noch später in der Ontogenese zur Bildung von Knorpelgewebe käme; welch letzteres ich nicht prüfen kann, da mir Serien durch noch ältere Tiere fehlen, was aber nicht unwahrscheinlich ist, da Nick (1912, p. 102) bei *Midas* eine noch etwas weiter nach vorn, bis zur Querebene der beiden Fossae acusticofaciales, reichende Hyalinknorpelbeschaffenheit dieser Teile gefunden hat. Der Übergang des Hyalinknorpels in dieses verdichtete Bindegewebe (das man vielleicht genetisch als Knorpelbindegewebe bezeichnen könnte) ist in meinen Präparaten ganz allmählich, so daß an der Grenze zwischen Hyalinknorpel und Bindegewebe Bindegewebsknorpel vorhanden ist, welcher eben den Übergang nach beiden Seiten hin allmählich vermittelt.

Die Seitenteile, welche nach vorn zu allmählich niedriger werden und in der Querebene der vorderen Ohrkapselkuppel nur noch ganz geringe Höhe haben, sind jetzt mit dem oberen Rande der Ohrkapsel in ganzer Ausdehnung, auch da, wo früher vorn der trennende Spalt war, hyalinknorpelig verbunden, doch so, daß die Stelle des früheren Spaltes im vorderen Teile in den meisten Schnitten noch zu erkennen ist, und zwar durch seitliche Einkerbungen (von der medialen wie lateralen Seite her), sowie durch eigentümliche Lagerung der Knorpelzellen, welche zusammen eine deutliche Grenze zwischen den früher getrennten Teilen bilden. Im hintersten Teile des früheren Spaltes ist diese Grenze am deutlichsten, im mittleren in manchen Schnitten

kaum oder gar nicht mehr zu sehen, ganz vorn dagegen wieder vorhanden. Hier besteht auch die weitere Eigentümlichkeit, daß die Seitenteile sich, auf der medialen Seite der Ohrkapsel, plötzlich etwas nach abwärts erstrecken, um dann nach vorn und unten zu in die Seitenwand der Orbitalregion überzugehen. — Die knorpelige Verbindung der Seitenwandteile (seitlich unteren Teile des Tectums) mit dem vorderen Teile des dorsalen Randes der Ohrkapsel entsteht also ontogenetisch sekundär.

Der dorsomediane Teil des Tectums, nach seiner Loslösung von den seitlichen Teilen zunächst noch ziemlich breit, wird nach vorn zu immer schmäler und endigt schließlich, ziemlich zugespitzt auslaufend, etwas nach vorn von der Querebene der vorderen Enden der Ohrkapseln.

Etwa von der Querebene der beiden Fossae acusticofaciales ab, in welcher die Seitenteile schon ziemlich niedrig geworden sind, tritt wieder eine Teilung derselben ein, so daß von hier an, im Verlaufe nach vorn zu, wieder eine untere breitere und eine obere schmälere Platte zu unterscheiden sind, ähnlich wie auf früherer Stufe für die Taenia (Lamina) marginalis und die Taenia supramarginalis angegeben.

Daß in diesen mächtiger ausgebildeten Seitenteilen des Tectums des reifen Fetus die frühere Lamina marginalis und Taenia supramarginalis enthalten sind, bedarf wohl kaum einer weiteren Begründung.

Hier sei, aus besonderen Gründen, einiges aus der Entwicklungsgeschichte angefügt.

Bei Embryonen von 6,72 mm Msl, bei welchen das Primordialskelett des Schädels in vielen Teilen noch auf jungknorpeliger Stufe steht, ist vom Tectum cranii überhaupt so gut wie noch nichts vorhanden. Nur an einer Stelle, dorsal vom caudalen Teile der Ohrkapsel, lateral vom Ductus endolymphaticus, ist jederseits eine etwas verdichtete Stelle im Mesenchym zu sehen; und außerdem erstreckt sich, im Anschlusse an den caudalen Rand der jungknorpeligen Sphenolateralplatten, etwas verdichtetes Gewebe caudalwärts.

Bei Embryonen von 8,5 mm Msl sehe ich von vornher die jungknorpeligen—knorpeligen Sphenolateral—platten sich caudalwärts, über das Ganglion Trigemini hinweg, in den Bereich der vorderen Ohrkapselhälfte erstrecken und hier jederseits die Fortsetzung derselben, welche allmählich vorknorpelig und schließlich zu verdichtetem Mesenchym (also Blastem) wird und zunächst noch vom oberen Rande der (jungknorpeligen-knorpeligen) Ohrkapsel getrennt ist, schließlich jedoch, im caudalen Teile derselben, mit ihrem dorsalen Rande verschmilzt, bis zum caudalen Rande der Ohrkapsel reichen, sich sogar über diesen hinaus fortsetzen und dorsalwärts beinahe zusammenkommen; kurz: das Tectum ist zu großem Teile angelegt, teils durch verdichtetes Mesenchym (Blastem), teils durch Vorknorpel.

Beim Embryo von 10,4 mm Msl ist das Tectum im caudalen Teile, im Bereiche der Occipitalpfeiler und des caudalen Teiles der Ohrkapseln, dorsal geschlossen; dabei aber größtenteils erst vorknorpelig.

Weiter will ich auf die Genese jetzt nicht eingehen.

Das Mitgeteilte lehrt, daß das Tectum verhältnismäßig sehr spät angelegt und ausgebildet wird. Es ist in seiner Entwicklung zunächst hinter den übrigen Teilen des Knorpelschädels zurück. Ferner darf man im allgemeinen sagen, daß, namentlich dorsal, seine hinteren Teile den vorderen in der Entwicklung voraus-eilen, so daß am spätesten die vordersten Teile ins reife Knorpelstadium gelangen. Daher das Tectum beim reifen Fetus in viel größerer knorpeliger Ausdehnung erscheint als auf den vorhergehenden Stufen; und sich diesem Zustande um so mehr nähert, je älter der Embryo ist.

Es fragt sich: wie sind die angegebenen Erscheinungen zu deuten? Etwa so, daß man annähme, das Tectum, welches ja beim reifen Embryo eine für Amnioten, ja selbst Quadrupeden überhaupt, ganz auffällige Vollständigkeit besitzt, sei bei den Schildkröten, insbesondere den Seeschildkröten, in progressiver Entwicklung begriffen, durch s e k u n d ä r e progressive Vermehrung des Knorpelgewebes an der Schädeldecke? Ich glaube, man wird, im allgemeinen, mit nein antworten müssen. Ich sehe, im allgemeinen, in dem vergleichsweise sehr vollständigen Ausbildungsgrade des Tectum cranii, wie sie wahrscheinlich bei den Schildkröten in weiterer Verbreitung vorkommt, am besten aber wohl bei den Seeschildkröten ausgeprägt ist, ein Merkmal sehr primitiver

Stufe, indem ich annehme, daß diese Formen, unter dem Einflusse besonderer (günstiger) Verhältnisse, sich mit der Erhaltung einer großen, mehr oder weniger geschlossenen Knorpelmasse an der Decke des Schädels, eine sehr alte und ursprüngliche, von den meisten rezenten Landwirbeltierformen längst überwundene Stufe der Quadrupedenorganisation bewahrt haben. Die Paläontologie spricht, m. E., nicht hiergegen, aus den schon oben (p. 40—43, Fußnote), bei der Besprechung der Panzerverhältnisse, angegebenen Gründen. Daß das Tectum ontogenetisch so spät entsteht, und namentlich die vorderen Abschnitte des dorsalen Teiles erst ganz allmählich zu den hinteren hinzukommen, spricht auch nicht gegen meine Auffassung, und durchaus nicht etwa dafür, daß die vordersten, so spät knorpelig werdenden Teile ein Produkt sekundärer Progression seien. Das späte Auftreten ist Zeichen und Folge der allgemeinen Reduktionstendenz, welcher das Tectum primordiale in der Reihe der Quadrupeden verfallen ist. In Reduktion befindliche Skelettstücke können aber ontogenetisch spät entstehen, wie ich das früher einmal, am Beispiele des Parasphenoids, erläutert habe (1910 c). Bei den meisten Quadrupeden ist die Reduktionstendenz so stark und die Reduktion selbst bereits soweit gediehen, daß die vorderen und mittleren Teile des Tectums, wie es z. B. bei Selachiern zu treffen ist, überhaupt nicht mehr in der Ontogenese auftreten; bei den in Betracht kommenden Schildkröten ist sie, infolge gewisser, aber mit Sicherheit noch nicht erkannter, vielleicht mit dem Wasserleben zusammenhängender Gründe, so gering geblieben, wie sie wohl bei den ursprünglichen Quadrupeden und wohl auch noch Amnioten gewesen ist; weshalb noch weiter nach vorn gelegene Teile des Tectums, als sonst bei Amnioten, ontogenetisch zur Entwicklung kommen; aber daß auch hier, in diesen Teilen die Reduktionstendenz besteht, kommt zum Ausdruck durch die Verzögerung in der Entwicklung.

Wenn ich hier für die Seeschildkröten, bezüglich ihres Tectum cranii primordiale, ein Verharren auf alter, tiefer Stufe annehme, und nicht eine sekundäre Vermehrung des Knorpels, so bemerke ich ausdrücklich, daß ich hierbei einstweilen nur die Cheloniiden im Auge habe; daß ich hingegen die Frage, wie die Dinge bei der nahe verwandten *Dermochelys*, bei welcher nach Nick an der Decke des Neurocraniums eine noch ungleich größere Entfaltung des Knorpelgewebes statthat, zu beurteilen seien, dabei außer Betracht lasse. Hier kommen weitere, aus dem Verhalten der Deckknochen, insbesondere der Parietalia, sich ergebende, eng mit jener verknüpfte Fragen hinzu, welche ich jetzt noch nicht erörtern kann. Unmöglich wäre es gerade nicht, daß auch bei *Dermochelys* primär ein sehr alter Zustand vorläge, wenigstens in der Hauptsache. Andererseits ist doch zu erwägen, ob bei einer solch exzessiven Knorpelentfaltung an der Schädeldecke eines rezenten Amnioten nicht doch an eine erneute, sekundäre Entfaltung, d. h. eine neue Vermehrung des Knorpelgewebes nach bereits vorausgegangener Reduktion hier liegender Knorpelteile auf früheren Tierstufen, zu denken ist. Dabei wäre aber doch auch stets im Auge zu behalten, daß dann diese sekundäre Knorpelvermehrung an einer Stelle stattgefunden hätte, an welcher einst, bei vorausgegangenen tiefer stehenden Tierstufen, schon einmal Knorpelgewebe gewesen ist, und zwar ebenfalls als Teil des Primordialtectums, so wie es heute noch bei Selachiern zu sehen ist.

Bei der Verknöcherung liefert das Tectum nur für einen Ersatzknochen Grundlage, nämlich das Supraoccipitale, und für dieses auch nur, soweit dasselbe nicht aus Teilen der Ohrkapseln hervorgeht, welch letzteres allerdings nur die geringere Masse des Knochens ausmacht. Die Verknöcherung beginnt wohl im caudalen Teile des Tectums, welcher im Bereiche der Occipitalpfeiler und dahinter gelegen ist. Vor dem Ersatzknochen aber bleiben, wie auch Nick (p. 103) für *Midas*, *Dermochelys* und *Chelydra* angibt, Teile des Tectum knorpelig und als Knorpel erhalten. Der Knochen selbst reicht, in der Medianlinie, nach vorn etwa (nicht ganz, nur fast) bis zur Querebene des vorderen Randes der Ohrkapseln, also der Prootica. Von hier an erstreckt sich dann, als Fortsetzung des vorderen Randes des Supraoccipitale, der mediane, nach vorn allmählich sich verschmälernde, knorpelig bleibende Teil des Tectums; und zwar nahezu bis unter das bekannte, auf der äußeren Schädeloberfläche jedes Parietales gelegene Knochenzentrum, von welchem die bekannte radiäre Struktur

der Knochenoberfläche ausgeht; d. h. also ziemlich weit nach vorn, bis etwa senkrecht nach oben vom vorderen Rande des untersten, dem Pterygoide und Epipterygoide verbundenen Abschnittes des Processus descendens parietalis. Auf der Innenseite der Parietalia ist, am macerierten Schädel, die Stelle der Lage des Knorpelfortsatzes deutlich zu erkennen, ebenso wie sein Ansatz am Vorderrande des Supraoccipitale, welches hier eine rauhe Fläche hat und nach innen vom Parietale gelegen ist. An einem median durchgesägten, mir vorliegenden Schädel einer *Midas* ist das alles leicht zu erkennen.

Noch sei folgendes angemerkt: In den Serien meiner *Podocnemis*-Embryonen (der oben genannten Größe) ist das Tectum posterius relativ noch sehr klein; und von den seitlichen Teilen, welche also den Taeniae marginales entsprächen, fehlt jede Spur. Wie es hier, an der zuletzt genannten Stelle, später wird, weiß ich nicht. Jedoch median dorsal dürfte die Entfaltung des Knorpelgewebes weiterhin, bei älteren Embryonen, noch wesentliche Fortschritte machen, wie dies aus den Verhältnissen am macerierten median durchgesägten Schädel des erwachsenen Tieres zu schließen ist: das Supraoccipitale ist groß, namentlich in sagittaler Ausdehnung, und läßt auch hier an seinem Vorderrande, durch das Vorhandensein einer rauhen Stelle, deutlich erkennen, daß eine dorsomediane knorpelige Fortsetzung nach vorn zu vorhanden gewesen ist, welcher eben die genannte rauhe Stelle am Vorderrande des Supraoccipitale zum Ansatze diente.

Einige vergleichend-anatomische Bemerkungen. Gaupp hat (1900, p. 501) hervorgehoben, daß die sogenannte Parietalplatte der Säuger auf den hinteren Teil der Taenia marginalis der niedrigen Vertebraten zurückzuführen ist. Es ist nun bemerkenswert, daß die Taenia marginalis bei den Sauriern *(Lacerta)* sehr schmal ist, während die Parietalplatte der Säuger wesentlich breiter ist, wie es z. B. aus Voit's Darstellung für das Kaninchen (1909) und seinen Abbildungen (vergl. z. B. Voit's Fig. 3 auf Taf. 37) hervorgeht. Voit meint (p. 545), dies sei „ein weiteres Beispiel für progrediente Entwicklung eines Teiles des Primordialcraniums bei den Säugern.“ Dieser Ansicht möchte ich nicht zustimmen.

Es ist sehr lehrreich, daß, in dem fraglichen Punkte, die Verhältnisse der *Chelone*, auf dem Stadium meines Modelles (Fig. 1, Taf. 1), denjenigen der Säuger, wie sie Voit fürs Kaninchen abgebildet hat, sehr ähneln und viel mehr gleichkommen als diejenigen der Saurier, indem bei *Chelone*, auf der genannten Stufe, die Taenia marginalis wesentlich breiter ist als bei *Lacerta*, eine breitere Platte bildet, welche ohne weiteres, in dem in Betracht kommenden hinteren Teile, an die Parietalplatte der Säuger erinnert. Man wird sich doch fragen müssen, ob die Säuger in ihrer Ascendenz nicht Formen gehabt haben mögen, welche, in der fraglichen Gegend, durch eine größere Knorpelentfaltung ausgezeichnet gewesen sind als die heutigen Saurier; eine Frage, welche ich zu bejahen geneigt bin. Ich sehe in der großen Schmalheit der Taenia marginalis der Saurier den Ausdruck einer starken phylogenetischen Reduktion und erachte die Seeschildkröten und Säugetiere in diesem Punkte als Formen mit geringerer Reduktion des Knorpelgewebes. Eine progressiv erfolgte Vermehrung dieses Gewebes braucht man daher, m. E., in der fraglichen Gegend für die Seeschildkröten und die Säuger im allgemeinen nicht anzunehmen. Diese Formen sind, aus bestimmten Gründen, auf einer früheren Stufe der Reduktion stehen geblieben. Gerade daß die Seeschildkröten in diesem Punkte den Säugern näher kommen, scheint mir diese Auffassung zu rechtfertigen; denn sie sind doch zweifellos in gar manchen Punkten, und zwar gerade auch in dem vorliegenden, recht primitive Formen, und, wie die Schildkröten überhaupt, die einzige Gruppe aus Osborn's Synapsiden, welche lebend auf unsere Tage gekommen sind, und in diesem Sinne um so wichtiger, als die Säuger zweifellos den Osborn'schen Synapsiden näher stehen als des Autors Diapsiden (vergl. dazu vor allem: Osborn 1903 und 1904). Daß die Seeschildkröten in dem in Rede stehenden Punkte aber tiefer stehen als andere Schildkröten, geht daraus hervor, daß bei *Podocnemis* z. B. die Taeniae marginales überhaupt nicht vorhanden zu sein scheinen (auf der Stufe meiner Serien — Embryonen von $2\frac{1}{2}$ cm größter Länge — fehlt jede Spur derselben) und bei *Emys*, wie aus Kunkel's (1912 b, p. 719 und 696) Darstellung hervorgeht und ich auch in meinen eigenen Serien sehe, ganz bestimmt fehlen.

Die Verhältnisse des Tectums der reifen *Chelone*-Embryonen erinnern außerordentlich an diejenigen des jungen Frosches, wie sie Gaupp kennen gelehrt und modelliert hat; vor allem durch die Vollständigkeit; es fehlt beim reifen *Chelone*-Fetus nur die beim Frosche vorhandene sogenannte Taenia tecti transversa, welche die Taenia tecti media, welcher doch wohl der mediane vordere Fortsatz am Tectum des reifen *Chelone*-Embryos verglichen werden darf, mit den Seitenwänden verbindet. In dieser auffallenden Annäherung an Amphibienzustände ist gewiß ein tiefstehendes und daher auch ursprüngliches Merkmal zu erblicken.

Wenn man auch bei Amphibien, und selbst noch bei Reptilien, im allgemeinen davon sprechen kann, daß das Tectum quer und horizontal zwischen den Ohrkapseln ausgespannt sei, so wie Gaupp es tut (1900, p. 496 und 499), so ist doch zu bemerken, daß schon bei den Anuren der hinterste Teil des Tectum etwas dorsalwärts gewölbt ist und sich nicht direkt horizontal von einer Ohrkapsel zur anderen ausspannt, und daß derselbe außerdem, in caudodorsaler Richtung, etwas schräg aufwärts steigend verläuft, d. h. etwas aufgerichtet ist. Auch bei *Lacerta*, bei welcher das Tectum schon stark rudimentär geworden ist, kommt, trotz dieser Reduktion, die zuletzt genannte Wölbung, also ein gewisser Grad der Aufrichtung, zur Geltung, und zwar dadurch, daß der Processus ascendens (Gaupp), welcher vom vorderen Rande des Tectum posterius ausgeht, nach vorn und zugleich schräg dorsalwärts gerichtet ist. Bei dem *Chelone*-Embryo auf der Stufe meines Modelles nun kommt diese Aufrichtung des Tectums, wegen der größeren Entfaltung desselben, noch wesentlich besser zur Geltung als bei *Lacerta* und zugleich in höherem Maße als bei den Amphibien. Vor allem ist, in der letzten Hinsicht, auf die vergleichsweise doch ziemlich steile Aufrichtung des vorderen Tectumteiles zu verweisen. Diese ist wohl die Folge zweier Ursachen: einmal der größeren Entfaltung des Amniotenhirnes im Vergleich zum Amphibienhirne, zweitens aber, und zwar bei den Reptilien überhaupt, insbesondere aber bei den unter den Amnioten doch sehr tiefstehenden Schildkröten, namentlich den Seeschildkröten, wohl hauptsächlich noch eines anderen Umstandes: nämlich der als Folge einer starken Größenzunahme der Bulbi oculorum entstandenen Tropidobasie des Schädels und der damit notwendig verbundenen Verdrängung und Verlagerung des Gehirnes, und zwar nach hinten; in welcher Richtung das Gehirn allein ausweichen konnte (nicht etwa nach vorn), weil es hinten, durch den Zusammenhang mit der Medulla spinalis, festgeheftet ist. — Bei den Säugern ist dann die Aufrichtung des Tectum posterius, in allmählich in der Reihe zunehmendem Maße, noch weiter ausgebildet worden; und dies hängt hier, wie Gaupp (1900, p. 499) hervorhebt, zusammen besonders mit der starken Ausdehnung des Großhirns nach hinten zu, so daß dasselbe die übrigen Gehirnteile nach hinten hin überwächst; womit ein neuer, die Schädelgenese beeinflussender Faktor gegeben ist. Diese weitere Aufrichtung des Tectum posterius geht, wie Voit (1909, p. 524) gezeigt hat, mit den schon erwähnten Stellungsveränderungen der Ohrkapseln einher, und führt beim Kaninchen zu einer Vertikalstellung des Tectums, so daß dasselbe je eine rostrale und caudale Fläche, einen oberen und unteren Rand bekommen hat, und die Schädelhöhle nicht mehr rein dorsal, sondern caudal begrenzt. — Bei den Primaten ist dann, wie Gaupp schon (1900, p. 499) hervorgehoben hat, das Tectum sogar nach hinten geneigt, also übergekippt. und zwar in Zusammenhang mit einer Umstellung des Foramen occipitale magnum.

Bei *Chelone* finde ich nun die beginnende Aufrichtung des Tectum posterius so deutlich ausgeprägt, daß es gar nicht zu verkennen ist, daß hier eine gewisse Ähnlichkeit zu primitiven Säugerverhältnissen vorliegt. Auch am median durchgesägten Schädel des fertigen und erwachsenen Tieres kommt dies deutlich zum Ausdrucke, wie ich an einem, etwa 18 cm langen Schädel von *Chelone midas* sehe. Hier ist der höchste Punkt des Cavum cranii in der gleichen Ebene gelegen, in welcher man auf der äußeren Oberfläche des Schädels die genannten Knochencentra der beiden Parietalia findet, d. h., wie schon gesagt, ziemlich weit vorn. Von hier an fällt die obere (dorsale) Wand des Cavum cranii nach hinten allmählich ab, bis unmittelbar vor den oberen Rand des Foramen magnum hin, und zwar vergleichsweise in ziemlich starker Neigung. Und beim reifen Embryo der *Imbricata* erhebt sich das Gehirn, in der vorderen Labyrinthregion, doch ziemlich bedeutend dorsalwärts

über den oberen Rand der Ohrkapseln und der Taeniae marginales hinaus; das Parietale ist hoch gewölbt und nimmt bedeutenden Anteil an der Bildung der Schädelseitenwand. Über den oberen Rand der Ohrkapseln seitlich hinaus wölbt sich allerdings auch hier das Gehirn nicht, so daß also in diesem Punkte typische Reptilverhältnisse vorliegen. — Am median durchgesägten erwachsenen *Podocnemis*-Schädel liegen die Dinge ganz ähnlich wie für *Chelone* angegeben.

Noch sei erwähnt, daß sowohl bei *Emys* (s. Kunkel's Angaben 1912 b, p. 696, welche ich bestätigen kann) wie in meinen *Podocnemis*-Serien, mit dem Fehlen der Taeniae marginales, natürlich auch die, sonst (bei anderen Formen) durch diese Spangen vermittelte Verbindung der Ohrkapseln mit den Seitenwänden der Orbitalregion fehlt. Damit sind diese Formen, in der Reduktion des Knorpelskelettes an der fraglichen Stelle, nicht nur weiter fortgeschritten als die Seeschildkröten, sondern auch als die Rhynchocephalen (4—6 cm lange Embryonen von *Hatteria*) und Saurier, ja sogar als die Säuger, bei welchen, durch die schon Spöndli (1846) bekannt gewesene, von Decker (1883) näher beschriebene sogenannte Commissura orbitoparietalis, in ganz ähnlicher Weise eine Verbindung zwischen Ohrkapsel und Seitenwand der Orbitalregion hergestellt wird wie bei den genannten Reptilien durch die Taenia marginalis, so daß also, wie auch Gaupp (1900, p. 535) hervorhebt, die Commissura orbitoparietalis und die Taenia marginalis einander entsprechen, abgesehen von der größeren Breite der ersteren.

6. Regio orbitalis (Fig. 1, 2, 3, Taf. 1, 2 und 3).

An der Orbitalregion kann man, mit Gaupp (1900), zwei Abschnitte unterscheiden: einen hinteren, entsprechend vor allem der Hypophysengegend allseitig entfaltet und ausgezeichnet durch die in querer Richtung immer noch bedeutende Entfaltung des ihr zukommenden Teiles der Schädelhöhle, und einen vorderen, ausgezeichnet durch die Anwesenheit des Septum interorbitale und der geringen Geräumigkeit des in seinem Bereiche befindlichen, hauptsächlich über dem Septum gelegenen Schädelhöhlenabschnittes. Die Grenze zwischen beiden Abschnitten mag der hintere Rand der Foramina optica bilden.

Die ganze Region erstreckt sich vom vorderen Rande der Basalplatte, also von der Crista sellaris, bis zum caudalen Ende der Regio ethmoidalis, gegeben durch das, lateral von der Commissura sphenoethmoidalis begrenzte Foramen olfactorium, durch welches der Riechnerv aus der Schädelhöhle in die Nasenhöhle hindurchtritt.

a) Hinterer Teil der Orbitalregion. An der Basis derselben (Fig. 2 und 3, Taf. 2 und 3) schließen sich nach vorn an den Vorderwall der Basalplatte, an die Crista sellaris, in homokontinuierlicher Verbindung an diese, drei Spangen an, zwei seitliche und eine mittlere: jene sind die beiden Trabeculae, diese die zuerst von Parker (1880), bei *Midas*, gefundene Intertrabecula[1]. Die letztere ist dann in neuerer Zeit von mir (1910 a, Anatom. Anz.) bei *Imbricata*, von Nick bei *Dermochelys* (a. a. O., p. 106—112) beschrieben und für *Midas* bestätigt worden. Bei *Chelydra* (nach Nick), bei *Emys* (nach Kunkel und meinen eigenen Befunden), bei *Podocnemis* (nach meinen Serien) fehlt dieselbe. Sie scheint also eine spezifische Eigentümlichkeit der Seeschildkröten (*Dermochelys* und Cheloniiden) zu sein[2].

---

[1] Siehe die Anmerkung auf p. 99.

[2] Bei Krokodilembryonen keilt sich, nach Parker (1883/85), das Septum interorbitale zwischen die vorderen Hälften der beiden Trabekeln ein und wird daher von Parker an dieser Stelle Intertrabecula genannt; es ist also das, was Parker hier Intertrabecula nennt, nichts anderes als ein Teil des Interorbitalseptums. Dieses aber hat, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, und wie ich schon früher (1910 a, Anatom. Anz., und 1912, Verhandl. der anatom. Gesellsch.) dargetan habe und unten nochmals dartun werde, nichts mit der Intertrabecula der Seeschildkröten zu tun, wenigstens nicht der *Chelone imbricata*, welche allein ich daraufhin habe prüfen können. Was also Parker beim Krokodilembryo Intertrabecula nennt, kann mit der Intertrabecula der Seeschildkröten nicht verglichen werden. Dagegen sehe ich in der Serie eines $5^1/_2$ cm langen (Sch. St. lg.) Krokodilembryos (unbekannter Spezies), in der Fortsetzung einer starken medianen Knorpelleiste auf der Unterseite des vordersten Teiles der Basalplatte (welche nach vorn von dem vorderen Ende der beiden Ohrkapseln gelegen und seitlich von den beiden Carotiden begleitet ist), vom caudalen Rande der Fenestra hypophyseos, also vom vorderen Rande der Basalplatte, in der Medianebene einen ganz

Der Ansatz der beiden Trabeculae an dem Vorderwall der Basalplatte liegt jederseits ein wesentliches Stück medialwärts von der Ebene des Abducensloches, so daß also hier die Schädelbasis eine wesentliche Verschmälerung erfährt. Jede Trabecula ist, auf dem Querschnitte, dorsoventralwärts etwas abgeplattet, lateralwärts nach Kantenart ausgezogen und fließt, nach kurzem Verlaufe, vorn mit der Intertrabecula und dann mit der anderseitigen Trabecula zusammen, so daß hier eine einheitliche Platte entsteht, welche als Trabecula communis bezeichnet werden kann, sich nach vorn in den (verdickten) Unterrand des Interorbitalseptums fortsetzt (Fig. 1, 2 und 3, Taf. 1, 2 und 3) und nach vorn von der Querverbindung mit der Intertrabecula ausschließlich von den beiden Trabeculae gebildet wird, über welch letzteres später noch mehr gesagt wird. — Die Intertrabecula beschreibt, in ihrem Verlaufe, einen abwärts konvexen, über die Ebene der Basalplatte nach unten hinaus hervortretenden Bogen (Fig. 2 und 3, Taf. 2 und 3) und bildet, zusammen mit den beiden Trabeculae, die beiden Foramina carotica (Fig. 2 und 3, Taf. 2 und 3). — Da die beiden Trabeculae, ganz besonders aber die Intertrabecula, tiefer liegen als der Oberrand der Crista sellaris, so entsteht vor dieser eine Grube, die sogenannte Hypophysengrube, in welcher aber bei den Seeschildkröten, wie ich schon früher (1910 a, Anat. Anz.. p. 88, und 1912, Verhdlg. der anat. Gesellsch.) für *Imbricata* angegeben und Nick für *Midas* und *Dermochelys* bestätigt hat (1912, p. 107), die Hypophyse nicht liegt, da dieselbe weiter vorn, in der Hauptsache auf der Trabecula communis, also vor der Vereinigung der drei Balken, gelegen ist; eine Tatsache, für welche ich schon früher (1910 a und 1912 a) die Erklärung gegeben habe.

Typische Processus basipterygoidei an den Seitenteilen der Trabeculae, bezw. seitlich an den Übergangsstellen derselben in die Basalplatte, sind, auf der Stufe des Modelles, nicht vorhanden; auch sind rudimentäre Reste solcher nur undeutlich zu erkennen. Auf den vorausgehenden Stufen (Embryonen von 10,7 mm Msl) aber gibt es solche Reste; sehr deutlich, wie ich es schon früher (1912 a) gezeigt und abgebildet habe, und leicht nachzuweisen, und zwar auf jeder Seite in Form einer Leiste (Textfig. 10 u. 14, p. 100 u. 103), welche ich Crista basipterygoidea genannt habe (1912 a), eine Bezeichnung, welche auch Kunkel für *Emys* gebraucht hat (1912 b). Diese Leiste des jüngeren *Chelone*-Embryos liegt medial und nach vorn von dem äußeren Abducensloche, auf den Wurzeln der Trabecula, ist abwärts gekehrt, bildet mit der Trabecula eine nach unten offene Längsrinne und ist seitlich gegen das Pterygoid gerichtet. Sie hat nichts zu tun mit der oben beschriebenen Crista pterygoidea der Basalplatte. Ich glaube daher, daß Kunkel und ich nicht immer das gleiche meinen. Ich verweise auf das, was ich oben, bei der Besprechung der Basalplatte und Crista pterygoidea gesagt habe, sowie auf das, was ich weiter unten, im vergleichenden Teile, noch vorbringen werde.

Die seitlich von der Intertrabecula gelegenen Formina carotica führen in die Hypophysengrube und lassen die beiden Carotiden in dieselbe, also von vornherein in das primäre Cavum cranii, eintreten. Die beiden Gefäße gehen dann sofort nach ihrem Eintritt in die Schädelhöhle, oberhalb der Intertrabecula und unterhalb des caudalen Teiles der Hypophyse, eine gegenseitige Verbindung miteinander ein, sie bilden die sogenannte Carotidencommissur [1]. Vor ihrem Eintritte ins Foramen caroticum gibt jede Carotis einen nach vorn verlaufenden Ast

kurzen, etwa 90 μ langen Knorpelfortsatz abgehen, welcher, nach vorn zu, gerade noch bis ins Gebiet des caudalen Teiles der Hypophyse und der unter diesem gelegenen Carotidencommissur reicht.

Dieser Knorpelzapfen könnte sehr wohl dem caudalen Stücke der Seeschildkrötenintertrabecula entsprechen und erinnert sehr an den von Nick, bei seinem *Dermochelys*-Embryo a, beobachteten und (in Figur K, p. 110) dargestellten, caudalen, vom vorderen Rande der Basalplatte ausgehenden Reduktionszapfen der Intertrabecula; um so mehr, als er in einer tieferen Ebene liegt als die Unterfläche der übrigen basalen Teile, so wie ich dies auch für die Intertrabecula der *Chelone imbricata* gefunden und angegeben habe (1910 a, 1912 a und im vorliegenden Texte). Also in diesem, von mir gesehenen Knorpelzapfen des Krokodilembryos von $5\frac{1}{2}$ cm Länge dürfte vielleicht wirklich ein Homologon zu der Intertrabecula der Seeschildkröten gegeben sein, doch so, daß derselbe nur einem Teile der letzteren entspräche, nämlich ihrem caudalen Abschnitte. Ob es bei noch älteren Krokodilembryonen zur Ausbildung einer größeren Intertrabecula kommt, etwa ganz nach Art der Cheloniiden, kann ich nicht sagen, da ich Serien von noch älteren Embryonen noch nicht besitze.

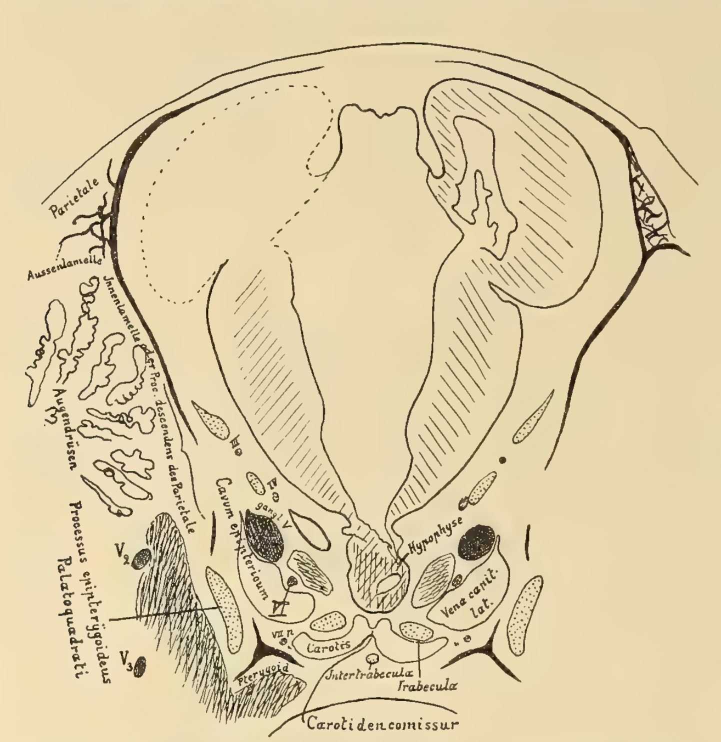
[1] Über die Genese dieser Carotidencommissur, deren vergleichend-anatomische Bedeutung neuerdings durch Hochstetter (1911/12), bei welchem man auch das Nähere über die Literatur nachsehen wolle, gewürdigt worden ist, möchte ich folgendes

ab, welcher anfangs oberhalb des medialen Randes des Pterygoids, zunächst zwischen diesem und der Trabecula communis, dann, am Boden der Augenhöhle, zwischen jenem und dem unteren Rande des Interorbitalseptums, lateral und zumeist ein klein wenig ventral zu letzterem, weiterhin oberhalb des medialen Randes des Palatinums gelegen ist und sich bis in den Bereich des caudalen Teiles des Vomers nach vorn verfolgen läßt. Es ist die Arteria palatinonasalis Rathke's (1857; vergl. Textfig. 26 u. 38 auf p. 151 u. 159). — Nach ihrem Eintritte durch das Foramen caroticum gibt jede Carotis, nach der Bildung der Commissur mit der anderseitigen Carotis, seitwärts die Arteria ophthalmica ab und steigt, zur Seite der Hypophyse, fast senkrecht aufwärts, zum Gehirne

---

anfügen. Die Commissur entsteht ontogenetisch sehr spät, wenigstens bei *Chelone*, obwohl sie phylogenetisch höchstwahrscheinlich eine sehr alte Einrichtung ist, da schon bei den Embryonen der Selachier eine ähnliche Verbindung im Bereiche der primitiven Aorten vorkommt, aus welcher der von Rückert (1888/89, p. 423) „Kopfsinus" genannte Gefäßabschnitt hervorgeht.

Bei Embryonen mit 3,1 mm Msl (Primordialskelett auf der Blastemstufe) liegen die beiden Carotiden in der Hypophysengegend weit auseinander, ohne jegliche gegenseitige Beziehung im Sinne der späteren Commissur. — Beim Embryo mit 4,5 mm Msl bildet jede Carotis im Bereiche des caudalen Abschnittes der Hypophyse eine lateralwärts offene, starke, knieartige Biegung und erhält hier, an der medialen Seite des Knies, einen stumpfen Höcker, welcher demjenigen der anderen Seite entgegengestreckt ist. Beim Embryo von 6,72 mm Msl (Knorpelskelett z. T. jungknorpelig, Intertrabecula noch fehlend) liegen an der betreffenden Stelle, unterhalb des caudalen Teiles der Hypophyse, die beiden Carotiden mit ihren Wänden fest widereinander, so daß ihre Lumina an dieser Stelle durch eine einheitliche, gemeinsame, etwas dickere Scheidewand voneinander getrennt sind (ähnlich wie man es bei der Aneinanderlagerung der primitiven Aorten vor der Verschmelzung zu sehen gewöhnt ist). — Bei Embryonen von 8,5 und 10,4 mm Msl ist es im wesentlichen noch ebenso (nur hat sich mittlerweile, von der Stufe des Embryos mit 8,5 mm Msl an, die Intertrabecula gebildet [nachdem zuvor schon, bei Embryonen von 6,72 mm Msl, die Trabeculae knorpelig geworden waren], wodurch natürlich die topographischen Beziehungen verändert worden sind). — Erst auf dem Stadium meines Modelles, also bei einem Embryo mit 15½ mm Msl, sehe ich zum ersten Male, an der fraglichen Stelle, eine wirkliche Kommunikation zwischen den beiden Gefäßen. Dieselbe ist aber verhältnismäßig klein und schwach (Fig. 9. p. 98), lange nicht so stark, als wie ich sie bei dem genannten Krokodilembryo von 5½ cm Scheitelsteißlänge sehe, und liegt oberhalb des vordersten Abschnittes der Intertrabecula, unterhalb des caudalsten Teiles der Hypophyse. Beim reifen Embryo ist dann die Commissur ebenfalls vorhanden und viel stärker entwickelt, indem die beiden Gefäße entsprechend dem ganzen Bereiche der früher aneinandergelegten Teile ihrer medialen Wände miteinander kommunizieren. Sie erinnert hier etwas mehr an die bei dem Krokodilembryo gefundene Form.



Textfig. 9. Schnitt aus der Serie des Modellembryos in der Gegend des caudalen Teiles der Hypophyse und der Carotidencommissur. Zur Demonstration der Carotidencommissur, des Cavum epiptericum und seines Inhaltes. *III* = Oculomotorius. *IV* = Trochlearis. *V* = Trigeminus (V_2 = Ramus secundus Trigemini, V_3 = Ramus tertius Trigemini). *VI* = Abducens. *VII* = Facialis. *VIIp* = Ramus palatinus des Facialis.

Wir sehen also auch hier wieder, daß eine vergleichsweise sehr alte Einrichtung ontogenetisch sehr spät entstehen kann. Wie es scheint, hat das im vorliegenden Falle mechanische, durch die topographischen Verhältnisse bedingte Ursachen, auf welche ich indessen jetzt nicht eingehen kann.

In meinen *Podocnemis*-Serien (Embryonen von 2½ cm größter Länge und 8,1 mm Msl) ist die Carotidencommissur nicht vorhanden. Dagegen ist sie mir seit langem aus meinen Serien von *Emys* bekannt, bei welcher sie auch Hochstetter (a. a. O.) beschrieben hat, dessen Angabe ich also bestätigen kann. Ich habe sie von diesem Tiere schon 1909b (p. 39) und 1910a abgebildet (vergl. auch unten Textfig. 15, p. 122); bin aber damals im Texte auf dieselbe nicht eingegangen und so gehört die Priorität selbstverständlich Hochstettern.

Bei den Sauriern fehlt die Commissur; und auch in meinen *Hatteria*-Serien (Embryonen bis zu 6 cm größter Länge und ein eben ausgeschlüpftes, 11 cm langes Tier) ist sie nicht vorhanden, fehlt also auch diesem, sonst doch vielfach altertümlichen Repräsentanten.

Marcus hat den Sinus cephalicus für *Hypogeophis* angegeben und abgebildet (1910, p. 406). Das Vorhandensein dieses Sinus ist jedenfalls ein altertümliches, primitives Merkmal.

empor, dabei den Oculomotorius und Trochlearis schräg kreuzend, indem sie medial zu den Nerven gelegen ist. Etwa in halber Höhe des Cavum cranii teilt sie sich in drei starke Äste; von diesen gelangt der eine, nach vorn verlaufend, unter die Großhirnhemisphäre und zieht unterhalb derselben in der genannten Richtung weiter, um sich schließlich in zwei Äste zu spalten (einen schräg aufwärts steigenden und einen schräg abwärts steigenden); der zweite verläuft, in der Nachbarschaft des Oculomotorius und Trochlearis, caudalwärts, während sich der dritte, der mittlere, direkt nach oben begibt.

Die Ophthalmica geht, auf dem Stadium meines Modelles, durch eine eigene größere, nach oben an einer kleinen Stelle mit dem Foramen des Oculomotorius kommunizierende, bei jüngeren Embryonen (von 8,5—10,4 mm Msl) aber ringsum, teilweise indessen nur vor- oder jungknorpelig abgeschlossene Lücke im Knorpel (Fig. 1 und 2, Taf. 1 und 2), über die Trabecula und Trabecula communis hinweg, schräg nach vorn lateralwärts und zugleich etwas abwärts, in die Augenhöhle hinein, wo sie zunächst, in Begleitung einer größeren Vene, in der Nähe, und zwar nach oben und etwas medial von der vorhin genannten, oberhalb des medialen Randes des Pterygoids dahinziehenden Arterie liegt. Schließlich wendet sie sich etwas nach oben und um die caudale Seite des Opticus herum, um, in zwei stärkere Äste mit mehreren Zweigen zerfallend, an den Bulbus oculi heranzutreten.

Ich füge hier nun gleich einiges über die Entwicklung der Intertrabecula an, einen Punkt, über welchen ich schon früher gehandelt habe (1910, Anatom. Anzeiger, Bd. 36; 1912, Verhdlg. der anatom. Gesellsch.), und welcher allein eine Beurteilung der morphologischen Wertigkeit des Skelettstückes ermöglicht [1].

Beim Embryo mit 6,72 mm Msl, bei welchem das Primordialskelett, soweit es vorhanden, großenteils schon jungknorpelig ist, namentlich auch die Trabeculae, fehlt noch jede Spur der Intertrabecula. Die Hypophyse hängt, unmittelbar vor der Aneinanderlagerungsstelle der beiden Carotiden (also der Stelle der späteren Carotidencommissur) noch mit dem Epithel des Munddaches durch einen Zellstrang zusammen. Es besteht eine einheitliche Fenestra hypophyseos.

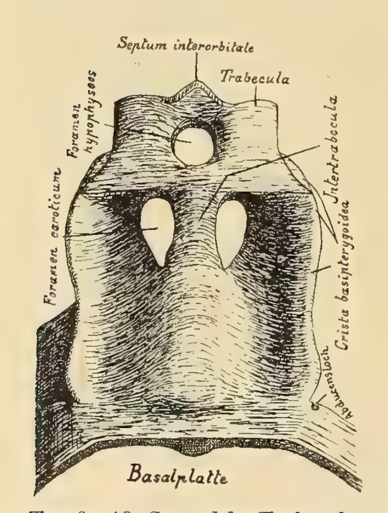
Beim Embryo von 8,5 mm Msl geht, unterhalb des vorderen Endes der Chorda dorsalis, vom Vorderrande der Basalplatte, in der Mitte, ein dünner, rundlicher Vorknorpelstab nach vorn zu ab, welcher, etwas tiefer als die beiden schon knorpelig gewordenen Trabeculae und in der Mitte zwischen den beiden gelegen,

---

[1] Hier ein Wort über die Bezeichnung „Intertrabecula". Ich habe früher (Anatom. Anz. 1910, Bd. 36) das in Rede stehende Gebilde, welches die caudalen Abschnitte der Fenestra hypophyseos, inmitten der Trabeculae, der Länge nach durchzieht, Taenia intertrabecularis genannt, und Parker's Bezeichnung Intertrabecula nicht verwendet. Versluys und Nick haben dieses abgelehnt, und Versluys fragt sogar, weshalb diese neue Bezeichnung? (Anatom. Anz. 1910, Bd. 36, p. 488). Ich glaube aber, sehr wohl berechtigt gewesen zu sein, diese neue Bezeichnung, statt der Parker'schen Bezeichnung Intertrabecula, zu gebrauchen. Denn: was Parker in den Embryonen der *Chelone viridis* Intertrabecula nennt, ist nichts anderes, als das Septum interorbitale, oder Teile desselben. Und Parker gebraucht diese Bezeichnung schon für das Septum von Embryonen aus einer Zeit, in welcher das von mir Taenia intertrabecularis, von Nick Intertrabecula genannte Gebilde überhaupt noch nicht vorhanden ist, z. B. auf der vierten, von ihm untersuchten Embryonalstufe (man vergl. z. B. die Figuren auf Taf. II [namentlich Fig. 6 und 7] der Parker'schen Arbeit); so daß es also gar kein Zweifel ist, daß Parker's Intertrabecula im Septum interorbitale zu suchen ist; wie denn ja Parker von seiner Intertrabecula auch angibt, daß sie sich in die Nasengegend fortsetzt (!). — Da nun ferner das von mir Taenia intertrabecularis genannte Gebilde, wie ich (1910, Anatom. Anz., Bd. 36, und 1912, Verhandl. der anatom. Gesellsch.) nachgewiesen habe, genetisch nichts mit dem Septum interorbitale zu tun hat (entgegen der Annahme Nick's), so war ich doch wohl berechtigt, die von Parker in erster Linie für das Interorbitalseptum (ja, auf jüngerer Embryonalstufe ganz allein für dieses) verwendete Bezeichnung „Intertrabecula" für die in Rede stehende Knorpelspange zu verwerfen. Denn meine „Taenia intertrabeculuris" hat mit Parker's „Intertrabecula" jüngerer Embryonalstufen rein gar nichts zu tun; und Parker hat diese Knorpelspange in ihrem morphologischen Werte absolut nicht erkannt: dies ist erst durch mich geschehen.

Wenn ich nun jetzt doch die Bezeichnung „Intertrabecula" gebrauche, so geschieht es einmal der Kürze halber, andererseits weil Nick dieselbe gebraucht und ihr durch seine große Arbeit eine wohl doch nicht auszurottende Verbreitung gesichert hat. Aber ich tue es unter der ausdrücklichen Betonung, daß meine „Intertrabecula" mit dem, was Parker in erster Linie als „Intertrabecula" bezeichnet hat, nämlich Teile des Interorbitalseptums, gar nichts zu tun hat, mithin meine „Intertrabecula" etwas ganz anderes darstellt als Parker's „Intertrabecula", nämlich ausschließlich das, was ich 1910 (Anatom. Anz., Bd. 36), und zwar mit vollem Rechte, anders, nämlich Taenia intertrabecularis, genannt habe. Vielleicht aber wäre es richtiger und besser, wenn ich, den Einwänden Versluys' und Nick's, diese nomenclatorische Konzession nicht machte.

unterhalb der Aneinanderlagerungsstelle der beiden Carotiden, durch den größeren hinteren Abschnitt der Fenestra hypophyseos nach vorn verläuft, hier, in einem Schnitte, etwas dicker und zugleich jungknorpelig wird, um, unmittelbar nach vorn von der Ebene der Aneinanderlagerung der Carotiden, in querer Richtung mit den beiden Trabeculae in Verbindung zu treten, und zwar mit der rechten in bereits etwas stärkere, festere, mit der linken aber erst noch etwas lockerere Verbindung. Das die Verbindung vermittelnde Gewebe ist beiderseits in der Differenzierung zum Knorpel noch hinter dem vorderen, bereits jungknorpeligen Ende der Intertrabecula, noch mehr aber hinter den beiden bereits knorpeligen Trabeculae zurück, und so kommt es, daß die Intertrabecula jetzt noch deutlich gegen die Trabeculae abzugrenzen ist. Die (auf dieser Stufe in Ausbildung begriffene) Verbindung zwischen dem vorderen Ende der Intertrabecula und den beiden Trabeculae geht also quer durch die Fenestra hypophyseos hindurch und teilt dieselbe in zwei Abschnitte, und zwar zwei ungleich große, einen kleinen vorderen (in der Serie etwa 90—135 μ einnehmend) und einen etwas größeren hinteren (in der Serie etwa 135—180 μ einnehmend). (Die Dicke der queren Verbindungsbrücke beträgt zwischen 30 und 45 μ.)



Textfig. 10. Gegend der Trabeculae, Intertrabecula und Crista basipterygoidea eines *Chelone imbricata*-Embryos mit 10,7 mm Msl in basaler Ansicht, nach einem Plattenmodelle (25fache Vergrößerung).

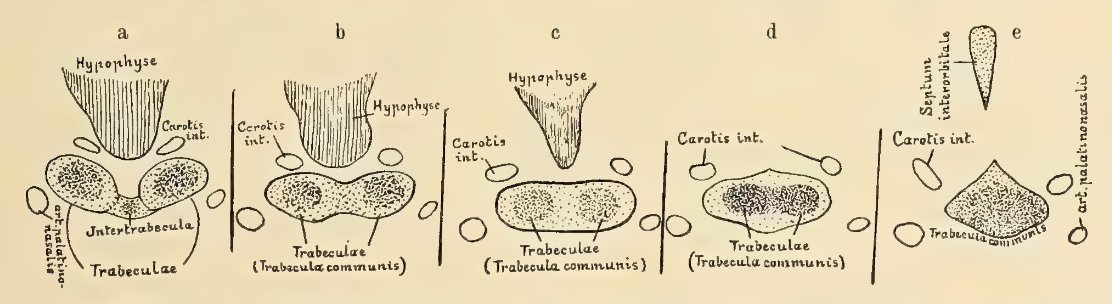
Durch den vorderen Abschnitt der ursprünglichen Fenestra hypophyseos geht der Rest des Hypophysenganges hindurch, weshalb er Foramen hypophyseos heißen möge; der hintere Abschnitt wird durch die Intertrabecula in zwei Foramina zerlegt, durch welche die Carotiden eintreten; daher: Foramina carotica. Da das Septum interorbitale mit seinem caudalen Rande den Vorderrand des Foramen hypophyseos bildet (wie zuvor denjenigen der Fenestra hypophyseos), so folgt daraus, daß die Intertrabecula dasselbe nicht erreicht, sondern von ihm, eben durch das Foramen hypophyseos, getrennt bleibt; d. h.: die Genese der Intertrabecula hat nichts mit dem Interorbitalseptum zu tun.

Beim Embryo mit 10,7 mm Msl ist die Intertrabecula in ganzer Länge jungknorpelig und somit in der histiologischen Differenzierung nicht mehr viel hinter den Trabeculae zurück. Die quere Verbindung mit diesen hat dagegen noch nicht ganz den gleichen Grad der histiologischen Beschaffenheit erreicht. Im übrigen bestehen hier noch die gleichen Formverhältnisse, wie auf der voraufgegangenen Stufe: es bestehen (vergl. Textfig. 10, p. 100) noch die drei, aus der Fenestra hypophyseos, auf die angegebene Weise, hervorgegangenen Foramina: das Foramen hypophyseos und die beiden Foramina carotica. Vom Hypophysengang ist nichts mehr nachzuweisen.

Auf der Stufe meines Modelles endlich (Embryo mit 15,5 mm Msl) bestehen nur noch die beiden Carotidenlöcher; das Foramen hypophyseos ist verschwunden, und zwar verschlossen worden durch medianwärts erfolgte Verbreiterung der beiden Trabeculae und Verschmelzung derselben auf der Strecke zwischen Interorbitalseptum und Querbrücke untereinander wie davor mit dem Unterrande des Septums; nicht etwa durch Vorwachsen der Intertrabecula und Vereinigung derselben mit dem Septum, oder, etwa umgekehrt, durch caudales Vorwachsen des Septums bis zur Intertrabecula. Die Serie läßt dies mit Gewißheit erkennen, wie Textfig. 11, p. 101, fünf Querschnitte durch die beiden Trabeculae im Bereiche des früheren Foramen hypophyseos, ohne weiteres lehrt: im Knorpel sind deutlich die Grenzen der beiden Trabeculae sowohl gegeneinander, wie gegen die Intertrabecula zu erkennen; und zwar obgleich jetzt die quere Verbindung der drei Balken untereinander auch knorpelig ist. Die Abgrenzung wird ermöglicht durch Unterschiede in der Färbung innerhalb des Knorpels, indem die älteren Teile etwas dunkler gefärbt erscheinen. Des näheren verhält sich die Sache folgendermaßen. Schnitt a geht durch die quere Verbindung des vorderen Endes der Intertrabecula mit den beiden Trabeculae. In den beiden letzteren tritt im Knorpel deutlich je eine dunkler als die Umgebung gefärbte, rundliche Stelle hervor. Die Schnitte a—d folgen in der Serie unmittelbar aufeinander, in caudooraler

Richtung, zwischen d und e liegt in der Serie noch ein Schnitt, welcher nicht gezeichnet worden ist. Man erkennt, wie vor a, also in b—e, die Trabeculae zusammenkommen und sich vereinigen und dabei die beiderseitigen dunklen Knorpelkerne derselben allmählich zusammenfließen. In e ist die Übergangsstelle in den unteren Rand des Interorbitalseptums, dessen hinterer Rand auch in e getroffen ist. — a—c sind zugleich geeignet, die Lage der Hypophyse zu erläutern. — Die Trabecula communis wird also allein von den Trabeculae gebildet, die Intertrabecula ist nicht daran beteiligt.

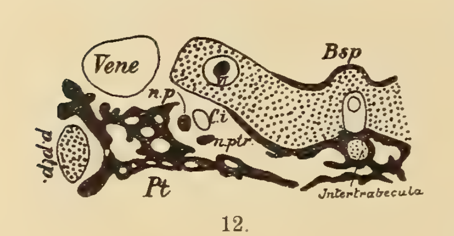
Nick hat (1912, p. 108), im Anschlusse an Parker (1880) und auf Grund von dessen Darstellung, eine andere Entstehungsart der Intertrabecula angenommen (wobei, wie nebenbei bemerkt sei, es sich um *Midas* handelt): er betrachtet diesen Knorpelstab als Produkt einer Verlängerung des unteren Randes des Interorbitalseptums, welches sich also, von vorn her kommend, zwischen die Trabeculae eingeschoben und schließlich die Basalplatte erreicht habe, und dann mit dieser verschmolzen sei. Zugleich nimmt Nick (1912, Anm. 1 auf p. 108) Stellung gegen meine früheren (1910 a, Anatom. Anz.), teilweise allerdings nur vermutungsweise ausgedrückten Angaben über die Entstehung derselben, welche, im wesentlichen, mit der obigen Darstellung übereinstimmen; unklar war ich mir damals nur, wie auch heute z. T. noch, über die zeitliche Reihenfolge im



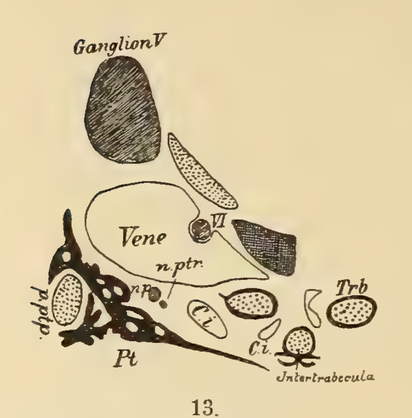
Textfig. 11 a—e. Fünf Schnitte im Bereiche der Hypophyse und der Trabecula communis aus der Serie des Modellembryos. Die Schnitte a—d folgen in der Serie unmittelbar aufeinander, in caudooraler Richtung; zwischen d und e liegt in der Serie noch ein Schnitt, welcher nicht gezeichnet worden ist. Schnitt a geht durch das vordere Ende der Intertrabecula und dessen querer Verbindung mit den beiden Trabeculae. Schnitt e geht durch das caudale Ende des Septum interorbitale. Im Bereiche der Schnitte b—d lag auf jüngerer Stufe das Foramen hypophyseos. Zur Erläuterung der Entstehung der Trabecula communis: dieselbe entsteht durch Verschmelzung der beiden Trabeculae in querer Richtung (b—e) im Bereiche des früheren Foramen hypophyseos.

Auftreten der Intertrabecula und der Querbrücke von ihr zu den Trabeculae. Ich habe schon früher (1912, Verhandl. der anatom. Gesellsch.) Gelegenheit gehabt, hervorzuheben, und es geht auch nochmals aus der obigen, etwas ausführlicheren Darstellung mit Bestimmtheit hervor, daß die Nick'sche Ansicht nicht richtig sein kann und Parker's Darstellung eben keine genügend zuverlässige Grundlage abgibt (Parker hat z. B. von der von mir beschriebenen, und auch 1910 schon, allerdings in ganz kurzen Worten, als bestimmt vorhanden angegebenen Querverbindung der Intertrabecula mit den beiden Trabeculae nichts gesehen, ebensowenig wie von einer Lücke zwischen Interorbitalseptum und Intertrabecula auf jüngerer Stufe, und Nick bemerkt, gegen mich, dazu, aus Parker's Arbeit ginge deutlich hervor, daß bei jüngeren Stadien keine solche zu finden sei; und doch hatte schon Gaupp [1905/06, p. 788] für einen *Chelone*-Embryo von 7 mm Kopflänge drei Foramina gefunden, allerdings ohne die Bedeutung dieses Befundes zu erkennen oder wenigstens hervorzuheben). Das ist ganz sicher: Mit dem Septum interorbitale hat die Intertrabecula genetisch ganz gewiß nichts zu tun; wenigstens nicht bei *Imbricata* (und es ist ganz unwahrscheinlich, daß es bei *Midas* anders wäre; außerdem dürfte der soeben erwähnte Embryo Gaupp's ein *Midas*-Embryo gewesen sein); denn, wie aus dem Gesagten hervorgeht, erreicht sie dasselbe ja überhaupt nicht, da sie vorn an der quer durch die Fenestra hypophyseos ausgespannten Verbindung mit den Trabeculae endigt; von dem hinteren Rande des Interorbitalseptums also durch das Foramen hypophyseos, d. h. den vorderen, nach vorn von der Querspange gelegenen Teil der ursprünglichen Fenestra hypophyseos, getrennt bleibt.

Ich muß nur die eine Frage offen lassen, von welchem Punkte aus die Intertrabecula entsteht: etwa vom vorderen Rande der Basalplatte aus, um dann nach vorn zu wachsen, oder von der Gegend der queren Verbindung mit den Trabeculae aus, um sich dann nach hinten zu entfalten. Für die Annahme der letzten Entstehungsart könnte man die aus der obigen Darstellung hervorgehende Tatsache anführen, daß die Intertrabecula in ihrem vorderen, im Bereiche der queren Verbindung zu den Trabeculae gelegenen Teile anfangs in der Entwicklung etwas voraus ist. Für die erste Entstehungsart könnte man vielleicht auf den oben beschriebenen Befund an dem $5\frac{1}{2}$ cmKrokodilembryo hinweisen. Schließlich wäre es möglich, daß die Intertrabecula gleich in ganzer Länge angelegt würde. Nur unmittelbare Beobachtung kann hier zwischen den verschiedenen Möglichkeiten entscheiden, keine Konstruktion von Entwicklungsvorgängen auf Grund der Befunde auf späteren Stufen. Allein: die Unentschiedenheit dieser Frage berührt in keiner Weise das angegebene genetische Verhältnis der Intertrabecula zum Interorbitalseptum, nämlich: daß beide genetisch nichts miteinander zu tun haben. Durch die Intertrabecula wird nur der hintere Abschnitt der Fenestra hypophyseos, in sagittaler Richtung, zerlegt (in zwei nebeneinandergelegene Teile, die beiden Foramina carotica); der vordere Teil der Fenestra bleibt unzerlegt, trennt, als Foramen hypophyseos, die Intertrabecula von dem Septum interorbitale, und wird später verschlossen, durch Verbreiterung der Trabeculae.



12.



13.

Textfig. 12 und 13. 2 Schnitte durch die Basis cranii des reifen Fetus der *Chelone imbricata* im Bereiche der Intertrabecula (*T. i.*); 12 durch den caudalen, 13 durch den vorderen Teil der Intertrabecula. Zur Demonstration der Verknöcherung des Basisphenoids (*Bsp*) (Basipostsphenoids), der Intertrabecula und der beiden Trabeculae (*Trb*); des Verhältnisses des Pterygoids (*Pt*) zum Basipostsphenoid (*Bsp*), der Intertrabecula und der Trabecula; sowie des Carotiskanales. Knorpel punktiert, Knochen schwarz. *Bsp* = Basipostsphenoid (Basisphenoid); *C. i.* = Carotis interna; *n. p.* = nervus palatinus (petrosus superficialis major) des Facialis; *n. ptr.* = nervus petrosus profundus major des Sympathicus; *p. ptp.* = Processus pterygopalatinus Palatoquadrati; *Pt* = os pterygoides; *T. i.* = Intertrabecula; *Trb* = Trabecula. *V* = Trigeminus; *VI* = Abducens.

Noch sei bemerkt, daß ich, im obigen, die Fenestra hypophyseos nicht gleichsetze der ursprünglichen, zwischen den noch nicht zusammengeschobenen Trabeculae gelegenen, größeren Fenestra basicranialis antica, sondern, wie es auch Gaupp (1905/06, p. 585) tut, nur dem hinteren Teil derselben, auf welchen, wie Gaupp sich ausdrückt, bei tropibasischen Schädeln die Fenestra basicranialis anterior, durch Aneinanderlagerung der vorderen Trabekelhälften, reduziert wird; diesen bezeichnet auch Gaupp als Fenestra hypophyseos. Und diese Fenestra hypophyseos ist es, welche bei *Imbricata* (und den Seeschildkröten überhaupt), in der angegebenen Weise, in die drei Foramina (Foramen hypophyseos und die beiden Foramina carotica) zerlegt wird, nicht, wie Nick (1912, p. 108, Anm. 1) meint, die Fenestra basicranialis anterior oder das große primordiale Hypophysenfenster des Autors. Gaupp bezeichnet bei dem oben genannten *Chelone*-Embryo von 7 mm Kopflänge das, was ich hier Foramen hypophyseos genannt habe, als Fenestra hypophyseos; welches, auf Grund meiner obigen Darstellung, nicht ganz prägnant und korrekt sein dürfte.

Bei der Verknöcherung (Textfig. 12 und 13, p. 102) gehen aus der Intertrabecula, den beiden Trabeculae und der Trabecula communis sowie caudalen Teilen des unteren Randes des Interorbitalseptums Teile des Basisphenoids hervor, und zwar die vorderen Teile desselben, welche mit dem Rostrum ausgestattet sind, welches vorn eine rauhe Fläche zur Verbindung mit dem Unterrande des dauernd knorpeligen Interorbitalseptums hat, hier also primordialer Abkunft ist und nichts mit dem Parasphenoid, welches der *Chelone* ja ganz fehlt, zu tun hat (daher Rostrum basisphenoidale, im Gegensatze zum Rostrum parasphenoidale, Versluys, 1909, p. 286). — In meiner Serie des reifen Embryos setzen sich die dem Basisphenoid angehörigen Knochenlamellen der Basal-

platte, und zwar diejenigen auf der Unterseite, sowohl auf die Intertrabecula wie auf die beiden Trabeculae fort (Textfig. 12 und 13, p. 102) und umgeben die drei, sobald dieselben von der Basalplatte frei geworden sind, also unmittelbar nach vorn von ihrem Ursprunge an der Platte, ringsum, und zwar ebenfalls als perichondrale Lamellen. Dabei hängen die Knochenlamellen der drei Balken zunächst, d. h. dicht vor der Basalplatte, untereinander zusammen, trennen sich dann aber sehr bald voneinander, so daß jeder Balken seine eigene, selbständige Lamelle hat (Textfig. 13, p. 102). Im Bereiche der Carotidencommissur hört diejenige der Intertrabecula auf; diejenige jeder Trabecula erstreckt sich noch etwas weiter nach vorn, bis in den Bereich der queren Verbindung zwischen der Intertrabecula und den beiden Trabeculae, um hier, auf der lateralen Seite der Trabecula vorwärts auslaufend, zu endigen. Im Bereiche der Trabecula communis und des Interorbitalseptums (unterer Rand desselben) ist noch keine Verknöcherung eingeleitet. Die perichondrale Knochenlamelle der Intertrabecula ist, auf der vorliegenden Stufe, durch, z. T. sehr starke, chondrifugale Entfaltung, und zwar auf der Basalseite, ausgezeichnet. Die Lamelle der Trabecula zeigt einen lateralwärts gerichteten chondrifugalen Fortsatz, welcher auf der Lateralseite der Trabekel eine längsgestreckte, scharfe, auch am Rostrum des erwachsenen Tieres noch erkennbare Leiste bildet. Wie ich schon früher (1910 a, Anatom. Anz., Bd. 36) angegeben und abgebildet habe, bedecken die basalen chondrifugalen Lamellen der Intertrabecula in ihrem caudalen Teile, gleich wie die caudalwärts sich anschließenden basalen chondrifugalen Lamellen der Basalplatte, den medialen Rand jedes Pterygoids von unten her, indem sie über denselben, von unten und medial her, lateralwärts übergreifen. Im größeren vorderen Teile der Intertrabecula ist das nicht mehr der Fall; hier liegt der mediale Rand des Pterygoids tiefer, bleibt aber etwas lateralwärts von der Ebene des lateralen Randes der Intertrabecula zurück.



Textfig. 14. Querschnitt durch den Kopf eines Embryos der *Chelone imbricata* mit 8,5 mm Msl, in der Gegend des Cavum epiptericum und der caudalen Wand der Großhirnhemisphären und der Augen (hinterer Teil der Regio orbitalis). *III* = Oculomotorius; *IV* = Trochlearis; *V* = Trigeminus; V_2 und V_3 = Ramus secundus et tertius N. trigemini; *VI* = Abducens; *VII* = Facialis; *VIIp* = Ramus palatinus des N. facialis.

Was schließlich noch die bereits angegebene Lage der Hypophyse beim fertigen Tiere betrifft (Textfig. 9, p. 98, und 14, p. 103), so erklärt sich dieselbe, als nach vorn von der eigentlichen Hypophysengrube befindlich, dadurch, daß die Hypophyse beim Embryo im vorderen Bereiche der Fenestra hypophyseos, nach vorn von der späteren Querverbindung der Intertrabecula mit den Trabeculae, entsteht und gelegen ist, während die Grube weiter caudalwärts, im Bereiche der Intertrabecula und deren sowie der Trabeculae Ansatz an der Basalplatte entsteht. Vielleicht darf man sich die Sache, phylogenetisch, so vorstellen, daß man annimmt, daß die Hypophyse und ihr embryonaler, von dem Mundhöhlenepithel ausgehender Gang durch die Ausbildung der Intertrabecula nach vorn, in der Richtung nach dem Interorbitalseptum zu, verschoben worden sei; welches um so leichter vorstellbar wäre, als ja die Intertrabecula mit dem Septum genetisch nichts zu tun hat und nur in der hinteren Hälfte der Fenestra hypophyseos sich entwickelt und gelegen ist. Es wäre also danach die Hypophyse, phylogenetisch, durch die sich entwickelnde Intertrabecula aus ihrer ursprünglichen Lage — und das ist doch diejenige in der Hypophysengrube — verdrängt und verschoben worden, und zwar nach vorn. Nach der von mir angegebenen Entstehung der Intertrabecula wäre auch gerade die Verschiebung und Verdrängung nach vorn ohne weiteres zu verstehen; da eben die Intertrabecula nur den hinteren Teil der Fenestra hypo-

physeos einnimmt und für sich beansprucht. — Auffallend ist es jedenfalls, daß nur bei denjenigen Schildkröten, welche eine Intertrabecula haben, und das sind, soweit man bis jetzt weiß, nur die Seeschildkröten, die Hypophyse diese eigentümliche Lage hat, d. h. nach vorn von der Hypophysengrube; während bei den anderen Schildkröten, also denjenigen ohne die Intertrabecula, wie ich für *Emys* und *Podocnemis* finde und Nick (p. 113) für *Chelydra serpentina* und *Trionyx subplanus* angibt, die Hypophyse, wie auch sonst, bei anderen Tieren, sich in der Hypophysengrube befindet, d. h. nicht nur zwischen den Trabeculae liegt, sondern auch den Raum zwischen denselben, also die Fenestra hypophyseos, fast in ganzer sagittaler Ausdehnung einnimmt. Das legt doch den Gedanken nahe, daß eine Beziehung besteht zwischen der Anwesenheit der Intertrabecula und der abgeänderten Lage der Hypophyse bei den Seeschildkröten. Und so bin ich auf die vorgetragene Ansicht gekommen. — Nick gibt (p. 108, Anm. 1), entsprechend seiner anderen Ansicht über die Entstehungsweise der Intertrabecula, auch eine andere Erklärung für die spezifische Lage der Hypophyse. Da, nach meinen Beobachtungen, seine Annahmen über die Entstehung der Intertrabecula nicht richtig sind, so ist auch seine davon abhängige Erklärung der Hypophysenlage nicht annehmbar. Vor allem erklärt Nick's Vorstellung nicht die nach vorn verschobene Lage des Organes. Der Vollständigkeit halber setze ich Nick's Auffassung mit seinen eigenen Worten hierher: Nick nimmt an, „daß die Trabekeln sich an den nach hinten in die ursprünglich große Fenestra hypophyseos wuchernden unteren Septalrand anlegten und so den vorderen Teil dieser Fenestra verschlossen, wobei die Hypophyse etwas in die Höhe, über die neue Verbindung der drei Knorpelbalken, geschoben wird und so der Zustand erreicht wird, den der reife Embryo zeigt.“ Wie gesagt, diese Vorstellung ist gegründet auf eine unrichtige Ansicht über die Entstehungsweise der Intertrabecula und trägt der Haupttatsache, daß nämlich die Hypophyse nach vorn von der Hypophysengrube liegt, also, in ihrer Lage, vor allem nach vorn verschoben ist, keine Rechnung. Auch finde ich in meinen *Imbricata*-Serien auf den jüngeren Stufen, auf welchen die Entwicklung der Intertrabecula erfolgt und ihre Ausbildung vollendet, d. h. bis zur Stufe meines Modelles, keine nennenswerte Verschiebung der Hypophyse nach oben zu im Vergleich mit anderen Formen, etwa *Emys*- oder Krokodilembryonen. Im Bereiche der Trabecula communis z. B. liegt das Organ gleich über der Oberfläche des Skelettes. Nur eine Verschiebung nach vorn ist in der Hauptsache festzustellen. Erst später, beim reifen Embryo, wenn also die Intertrabecula längst fertig gebildet und schon in Verknöcherung begriffen ist, ist auch eine Verschiebung nach oben zu hinzugekommen: jetzt finde ich in der Tat die Hypophyse zugleich auffallend hoch liegen, höher über der Trabecula communis als früher. Diese Verschiebung nach oben dürfte also, wenigstens unmittelbar, kaum etwas mit der Entwicklung der Intertrabecula zu tun haben; höchstens mittelbar, indem die Anwesenheit dieses Skelettstückes nicht nur die Hypophyse nach vorn verlagert, sondern vielleicht auch noch andere Veränderungen veranlaßt hat, welche nun ihrerseits die Hypophyse auch noch in die Höhe verschoben haben. Dieser zweite Faktor ist vielleicht gegeben in der Art und Weise des Ursprunges der am meisten caudal entspringenden Augenmuskeln, der Retractores und Recti externi bulborum, namentlich aber der letzten, deren Ursprungsweise, wie ich in meinen Serien sehe, bei *Chelone* etwas anders ist als z. B. bei *Emys*. Bei *Chelone* entspringen die beiderseitigen Musculi recti externi an einer medianen Bindegewebsplatte, welche die unten genannte Incisur des Interorbitalseptums unter der Cartilago hypochiasmatica ausfüllt und sich, caudalwärts, noch unter das vordere Drittel der Hypophyse erstreckt; und so kommt es, daß der an der Platte entspringende Muskel ebenfalls mit seinem Ursprunge bis unter das vordere Drittel der Hypophyse zu liegen kommt. Das ist eben die Folge der Vorwärtsverlagerung der Hypophyse. Bei *Emys* liegt die Hypophyse (wenigstens noch bei älteren Embryonen von 7,75—7,9 Msl) vollständig caudal vom Ursprunge dieser Muskeln — es fehlt eben hier die Vorwärtsverlagerung der Hypophyse —, und es kommen auch hier, wenigstens teilweise, die beiderseitigen Muskelursprünge medialwärts nicht so dicht zusammen wie bei *Emys*. Nun sind es aber bei dem reifen *Chelone*-Embryo gerade die im Bereiche dieses Muskelursprunges gelegenen Teile der Hypophyse, welche besonders hoch oben liegen, also die vorderen Teile. Es liegt nun nahe, anzunehmen,

daß die Entfaltung, namentlich die Dickenzunahme, dieser Muskeln während der Genese es ist, welche die Hypophyse in die Höhe hebt, und zwar die unmittelbar über dem Muskelursprung gelegenen Teile des Organes unmittelbar, die caudal davon gelegenen Teile desselben dagegen nur mittelbar und zugleich in geringerem Maße als den vorderen Abschnitt. Danach wäre also die Hypophyse zunächst, infolge der Entwicklung der Intertrabecula, nach vorn verschoben worden und dabei teilweise über den Ursprung der Musculi recti bulborum oculorum zu liegen gekommen, und dann weiterhin, durch diese Muskeln, bei ihrer Entfaltung, in die Höhe gehoben und so nach oben verschoben worden. — So könnte man sich die Sache phylogenetisch, auf Grund der Abstraktionen aus der Ontogenese, vorstellen. — Ich habe früher schon (1912, Verhandl. der anatom. Gesellsch.) meine Auffassung gegen Nick aufrecht gehalten und brauche auch jetzt nicht davon abzugehen.

Von Interesse war für mich, in der in Rede stehenden Hinsicht, auch der oben genannte Krokodilembryo von $5\frac{1}{2}$ cm Scheitelsteißlänge, mit dem vermutungsweise angenommenen Homologon zu dem caudalen Abschnitte oder Endstücke der Intertrabecula. Auch hier liegt die Hypophyse als Ganzes vor der Ebene des vom caudalen Rande der Grube abgehenden Knorpelzapfens. Im übrigen aber ist der Zapfen doch zu klein, als daß er einen nennenswerten Einfluß auf die Lage der Hypophyse überhaupt haben könnte.

An den Seitenwänden der hinteren Orbitalregion fällt (Fig. 1 und 2, Taf. 1 und 2) vor allem die, vergleichsweise, bedeutende Entfaltung des Knorpelskelettes und dementsprechend das Zurücktreten der Fenster auf.

Vor der Ohrkapsel liegt die große Fenestra prootica (V in Fig. 1 und 2), in ihrem unteren, weiten Teile für das einheitliche Ganglion Trigemini bestimmt. Der untere Abschluß des Fensters wird gebildet durch den oberen Rand des seitlich vorderen Teiles der Basalplatte, unter welchem der Abducenskanal liegt; der vordere durch die Pila prootica. Diese, von außergewöhnlicher Breite, entspringt, oberhalb der Wurzel und Anheftungsstelle der Trabecula, breit auf dem oberen Rande der Basalplatte, gleichsam mit zwei Wurzeln, welche den Abducenskanal umfassen, einer lateralen dünneren und schmäleren und einer medialen breiteren. Im übrigen liegt die Pila, als Ganzes, durchaus medial zur Ebene des Abducenskanales; im Gegensatze zur Pila prootica der *Lacerta*, welche lateral zu dieser Ebene liegt (s. Gaupp's Modell). Sie steigt schräg dorsolateralwärts empor, begrenzt zunächst ein über der Trabecula gelegenes Fenster, die Fenestra supratrabecularis nach Nick (1912, p. 118), dann, weiter nach oben, die Fenestra Oculomotorii, und schließlich darüber noch das Foramen Trochlearis an der caudalen Seite, um dann mit der Taenia (Lamina) marginalis und deren Verbindung zur orbitalen Seitenwand zusammenzufließen. Hinter dem Foramen Trochlearis (IV in Fig. 1, Taf. 1), an der Stelle des Überganges der Pila in die genannten anderen primordialen Teile, befindet sich, auf der Außenseite des Knorpels, etwa entsprechend dem unteren Teile der oberen Hälfte der Fenestra prootica, ein starker, breiter, lateralwärts und, mit seiner Spitze, zugleich nach unten gerichteter Höcker, welchem außen der untere Rand des Ramus descendens ossis parietalis, oberhalb des Ganglion Trigemini, anliegt. Jede Pila ist so gestellt, daß ihr vorderer (rostraler) Rand zugleich medialwärts, der caudale lateralwärts gerichtet ist; sie steht also, in bezug auf die Sagittale, schräg. Außerdem ist sie, als Ganzes, durchaus medial zur vorderen Ohrkapselkuppel gelegen, dabei die unteren Teile weiter medial als die oberen. Es ist das einmal die Folge der in dieser Gegend einsetzenden Verengerung des Cavum cranii, welche ihrerseits durch die Ausbildung der Tropidobasie bewirkt ist, und zweitens Wirkung der Entfaltung des Gehirns; und zwar ist die weit medial geschobene Lage Folge der Tropidobasie, die Schrägstellung von unten medial nach oben lateral Wirkung der Gehirnentfaltung. Die Fenestra prootica ist dementsprechend auch nicht sagittal gestellt, sondern ebenfalls schräg, und zwar in zweifacher Richtung: von vorn medial nach hinten lateral sowie von unten medial nach oben lateral. Daß sie sich, auf der Stufe des Modelles, nach oben in den schmalen, den vorderen Abschnitt der Taenia marginalis von dem vorderen Teile der Ohrkapsel trennenden Spalt fortsetzt, ist bereits oben erwähnt. Sieht man von diesem, später ja auch verschwindenden Spalt ab, so kann man sagen, die Fenestra habe etwa die Form eines Dreieckes, die Basis nach unten, die Spitze nach oben.

Bei der Verknöcherung geht aus dem Fußstücke jeder Pila prootica je ein dem Basisphenoid oben aufsitzender, mit diesem verwachsener und ihm zugehöriger Knochenfortsatz hervor, welcher von Siebenrock (1897, p. 263) Processus clinoideus genannt wird. An dem einzigen mir vorliegenden erwachsenen *Imbricata*-Schädel sind die beiden Processus sehr niedrig, an mehreren Schädeln erwachsener *Midas* dagegen recht groß, z. T. sogar außerordentlich groß, d. h. hoch. Siebenrock sagt (a. a. O.): „Ein eigentliches Dorsum ephippii fehlt" den Chelonidae; „es sind nur die Processus clinoidei anwesend." Ich komme auf deren Bedeutung noch zurück.

Noch ein paar Worte über das Ganglion Trigemini und seine Lage (Textfig. 9, p. 98, und 14, p. 103).

Der, wie es auch Shiino für *Nanemys* angibt (1912, p. 9), von anderen Hirnnerven völlig isoliert am verlängerten Marke entspringende Trigeminus bleibt bis zum Ganglion einheitlich und auch dieses ist bei *Chelone* einheitlich: ein isoliertes Ganglion für den Ramus ophthalmicus kann ich nicht finden. Shiino gibt (p. 10) für *Nanemys* an, daß der Trigeminus auf der kurzen Strecke von seinem Ursprunge bis zum Austritte durch das Foramen sphenoidale in zwei verschieden dicke Äste zerfällt und dann jeder von diesen, in dem genannten Foramen, je ein Ganglion bildet, welch beide äußerlich scheinbar miteinander verwachsen, auf Schnitten aber ganz voneinander getrennt seien, als das kleinere Ganglion ophthalmicum und das größere maxillomandibulare. Ich finde dementgegen bei *Chelone* in allen meinen Serien und auch in meinen älteren Serien von *Emys* die Sache anders, und zwar das Ganglion vollkommen einheitlich, nicht nur äußerlich; eine Abgrenzung, in dem von Shiino für *Nanemys* gefundenen Sinne, ist auch auf Schnitten nicht möglich; also jedenfalls nicht bei Embryonen, bis zur Reife derselben. Auch Nick hat, für *Chelone midas* und *Chelydra*, im wesentlichen das gleiche gefunden (p. 124); das Ganglion ophthalmicum ist, in dem Foramen prooticum, großenteils mit dem gemeinsamen Ganglion des Ramus maxillaris und mandibularis verschmolzen.

Das Ganglion liegt, auf der Stufe meines Modelles (und das gilt, im wesentlichen, für alle Embryonalstufen), mit seinem caudalen Teile noch innerhalb des Cavum cranii, und zwar der medialen Seite der vorderen Ohrkapselkuppel, dieselbe nicht nach oben, wohl aber teilweise nach unten überragend, an, in einer Ausdehnung von 180—200 μ. (Beim reifen Embryo besteht die Abänderung, daß dieser Teil des Ganglions vollständig unter der Ohrkapselkuppel liegt.) Dann, weiter nach vorn, füllt es, an Größe zunehmend, vor der Kuppel, und tiefer als diese gelegen, im Schnitte fast den ganzen Querschnitt des breiten unteren Teiles der Fenestra prootica aus, ragt durch dieselbe, mit seiner lateralen Hauptmasse, zugleich nach außen hervor, also aus dem Cavum cranii (primarium) heraus, unter sich den oberen Rand der Basalplatte und die Vena capitis lateralis, welche (auf jüngeren Stufen caudal vom Ganglion, beim reifen Embryo unterhalb desselben) eine Vene aus der Schädelhöhle, durch die Fenestra prootica hindurch, aufnimmt, über sich den caudalen Rand der Pila prootica und den unteren Rand des Ramus descendens ossis parietalis. Schließlich, noch weiter vorn, etwa entsprechend der Ebene des von seinem seitlichen Rande erfolgenden Ursprunges des zweiten und dritten Astes, tritt es ganz aus dem Cavum cranii (primarium) heraus, liegt auf der lateralen Seite der Pila prootica, oberhalb des Abducens, der Vena capitis lateralis und des Pterygoids, in demjenigen Schädelraume, welcher, von Gaupp Cavum epiptericum genannt, als sekundärer Teil zum primären Cavum cranii hinzukommt und, nach vorn von dem Ursprunge des zweiten und dritten Quintusastes am Ganglion, lateralwärts von dem Ramus descendens des Parietale, dem aufsteigenden Aste des Pterygoids und dem Processus ascendens palatoquadrati, d. h. der Grundlage des (bei *Midas* wenigstens vorhandenen) knöchernen Epipterygoids, begrenzt wird. — Die Hauptmasse des Ganglion Trigemini liegt also außerhalb des primären Cavum cranii, in dem soeben genannten „extracraniellen" Raume, dem Cavum epiptericum. Die unmittelbare Fortsetzung des Ganglions nach vorn bildet der Ramus primus s. ophthalmicus.

Bekanntlich ist bei den Rhynchocephalen, Sauriern, Schlangen und Krokodilen das Ganglion des Ramus ophthalmicus Trigemini (Ganglion ophthalmicum) vollständig getrennt vom Ganglion maxillomandibulare (für den Ramus maxillaris und mandibularis); eine Tatsache, welche ich für *Hatteria*, *Lacerta agilis*, *Tropidonotus*

natrix und *Crocodilus* (spec.?)[1] aus eigenen Serien bestätigen kann, und welche zweifelsohne einen ursprünglichen, primitiven Zustand anzeigt, wie die darin ausgedrückte Übereinstimmung mit den Verhältnissen niedriger Formen (Cyclostomen, manche Selachier, Holocephalen und einige Ganoiden) erkennen läßt (vergl. darüber die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie von Gegenbaur, Bd. 1, p. 807, und Wiedersheim, 6. Aufl., p. 285). Die Verschmelzung der beiden Ganglien zu einem einheitlichen Ganglion (G. Gasseri) ist also ein sekundärer Zustand. Dieser kommt bekanntlich den Säugern zu, und, wie auch oben dargetan, gleichfalls den Schildkröten; zum mindesten manchen Formen unter denselben. Auch Shiino gibt ja für *Nanemys* an, daß wenigstens äußerlich nur eine Anschwellung zu erkennen gewesen sei. Es stimmen also auch in diesem Punkte die einzigen noch lebenden Synapsiden Osborn's, die Schildkröten, mit den Säugern überein, mehr als mit den anderen Reptilien und mehr als diese mit den Säugern. Auch darin darf man wohl ein wichtiges Zeugnis erblicken für meine Ansicht, daß, im allgemeinen, von allen lebenden Reptilien die Testudinata den Mammalia am nächsten stehen.

Daß mit dem Ganglion Trigemini zusammen auch eine Vene, ein Ast der Vena capitis lateralis, das primäre Cavum cranii, durch die Fenestra prootica hindurch, verläßt, ist soeben bereits erwähnt worden.

Vor der Pila prootica liegen, wie schon aus dem Gesagten hervorgeht, drei Lücken im Knorpel: unmittelbar über der Trabecula die Fenestra supratrabecularis, welche Nick für *Dermochelys* und *Chelone midas* beschrieben hat (1912, p. 118 und 119); darüber, und auf der Stufe meines Modelles mit dem Supratrabecularfenster an einer schmalen Stelle zusammenhängend (Fig. 1 und 2, Taf. 1 und 2), ähnlich wie es Nick für *Midas* auf dem Jugendstadium gefunden hat (p. 119), die Fenestra Oculomotorii; endlich darüber das Foramen Trochlearis, allseitig knorpelig abgeschlossen, und, wegen seiner geringen Größe, wohl besser als Foramen denn als Fenestra zu bezeichnen.

Die Fenestra supratrabecularis (Fig. 1, Taf. 1) ist in die Länge gestreckt, wenig hoch und die schon oben genannte große Lücke, durch welche, auf der Stufe des Modelles, die Arteria ophthalmica, von der Vorderseite der Carotis (nach deren Bildung der Commissur mit der anderseitigen Schlagader) kommend und, in schräg caudorostraler Richtung die Trabecula und Trabecula communis überquerend, die Schädelhöhle verläßt und in die Orbita eintritt. Die Arterie liegt, auf die sagittale Ausdehnung der Fenestra bezogen, etwa in der Mitte derselben, basal, unmittelbar der Trabecula und Trabecula communis auf. — Die Skelettgrenzen der Fenestra werden folgendermaßen gebildet: hinten durch die Pila prootica, unten durch die Trabecula und Trabecula communis, vorn durch den unter der Fenestra optica (2 in Fig. 1 und 2, Taf. 1 und 2) gelegenen, bogenförmig, nach Art einer Incisur ausgeschnittenen Teil des Interorbitalseptums, oben durch einen vom Subiculum infundibuli und der Pila metoptica (Gaupp, 1900, p. 473) ausgehenden, laterocaudalwärts gegen die Pila prootica gerichteten Knorpelzapfen, welcher die Pila prootica nicht ganz erreicht, obgleich ihm von derselben ein ähnlicher, aber kürzerer, medialwärts und zugleich abwärts gerichteter Fortsatz entgegengesandt wird (Fig. 2, Taf. 2). Beide Fortsätze bleiben durch eine schmale, mit Bindegewebe ausgefüllte, die Fenestra mit der über ihr gelegenen Fenestra Oculomotorii verbindende Lücke voneinander getrennt. Die zwei Knorpelzapfen sind Rudimente der von Nick für *Dermochelys* (p. 118 und 119) beschriebenen Taenia supratrabecularis, welche man im allgemeinen wohl der von Gaupp (1900, p. 474) für die eine (rechte) Seite des ältesten von ihm modellierten Eidechsencraniums beschriebenen und dargestellten, ebenfalls vom Subiculum infundibuli ausgehenden Supratrabecularspange vergleichen darf, obwohl dieselbe sich ein klein wenig anders verhält, und zwar in ihrem caudalen Teile, indem sie hier etwas tiefer gelegen ist und tiefer angeheftet erscheint als bei *Chelone* das caudale Rudiment, nämlich da, wo die Crista sellaris und die Trabecula zusammenstoßen, bei *Chelone* hin-

[1] Bei dem hier in Betracht gezogenen oben schon erwähnten Krokodilembryo von 5½ cm Schstlg liegen die beiden Ganglien dicht beieinander und decken sich teilweise (das G. ophthalmicum liegt medial und vorn), sind aber in der Serie vollständig getrennt voneinander.

gegen, etwas oberhalb dieser Stelle, ausgesprochen am vorderen Rande der Pila prootica. Doch macht dies sicherlich keinen wesentlichen Unterschied aus und Gaupp selbst faßt, in dem Texte seiner Arbeit (p. 474), die Spange als eine (in kurzer Entfernung von der Trabecula und über derselben verlaufende) Knorpelbrücke zwischen dem Subiculum infundibuli und der Pila prootica auf. Bei *Midas* fand Nick im Jugendstadium beiderseits nur den vordersten Teil dieser Spange, als einen vom Subiculum nach hinten, bis unter die Durchtrittsstelle des Oculomotorius, reichenden stumpfen Knorpelfortsatz; also die Dinge ähnlich wie soeben für *Imbricata*, auf der Stufe meines Modelles, beschrieben. — Bei jüngeren Embryonen von *Imbricata*, z. B. solchen von 10,4 mm Msl, ist die Taenia supratrabecularis vollständig ununterbrochen, dementsprechend die Fenestra supratrabecularis von der Fenestra Oculomotorii vollständig getrennt. Es findet also auch hier ontogenetisch Reduktion in den primordialen Seitenwänden statt. Auf die Bedeutung dieser Tatsache komme ich noch zu sprechen.

Wie die Trabeculae selbst, so konvergieren auch die beiden Fenestrae supratrabeculares nach vorn zu, sind also schräg gestellt, von vorn medial nach caudal lateral, und vorn nur durch den schmalen caudalen Rand des Interorbitalseptums an der Stelle der Incisur, caudal dagegen entsprechend der Entfernung zwischen den oberen Rändern der beiden Trabeculae voneinander getrennt. — Von der Seite her sieht man durch die Lücke der Fenestra die Carotis, nach Abgabe der Ophthalmica, senkrecht aufsteigen.

Der vorderste, den beiderseitigen Fenestrae gemeinsame Teil wird gebildet durch eine Incisur des Septum interorbitale, welche unterhalb desjenigen Septumteiles liegt, welcher die Fenestrae opticae nach unten begrenzt und auf welchem das Chiasma nervorum opticorum ruht, also durch den von Gaupp (1900, p. 471) als Cartilago hypochiasmatica bezeichneten caudomedianen Knorpelstiel des Interorbitalseptums. Diese Incisur besteht auch noch beim reifen Embryo; es kommt also an dieser Stelle nicht zur Bildung eines abgeschlossenen Fensters, wenigstens nicht bis zur Stufe des reifen Embryos. Die Stelle der Incisur ist verschlossen durch straffes Bindegewebe, welches die unmittelbare Fortsetzung des caudalen, die Incisur von vorn begrenzenden Randes des Septums bildet, nach hinten bis unter den vorderen Teil der Hypophyse reicht und auf jeder Seite dem jeweiligen Musculus rectus oculi externus zum Ursprunge dient. Nick hat ganz das gleiche für *Midas* gefunden (p. 115), nur vermutet er, daß es hier beim erwachsenen Tiere vielleicht auch zur Bildung einer völlig geschlossenen Fenestra septi käme, so wie er es bei *Dermochelys* gefunden hat.

Abgesehen vom Musculus rectus externus, entspringt noch ein anderer Augenmuskel, nämlich der dem Rectus externus, der Nervenversorgung nach, genetisch zugehörige Retractor bulbi, im Bereiche der Fenestra supratrabecularis, und zwar caudal vom Rectus externus und entlang der ganzen oder fast ganzen Längenausdehnung der Fenestra. Dieser Retractor bulbi liegt, im Bereiche des vorderen Teiles der Fenestra, über dem Musculus rectus externus, lateral vom Rudiment der Taenia supratrabecularis, gelangt dann weiter hinten an die Seite der Hypophyse, von dieser getrennt durch einen stärkeren, das Skelett ergänzenden, die Fenestra seitlich begrenzenden Bindegewebszug, erreicht, caudal vom Rectus externus, mit abwärts gesandtem Teile, den Oberrand der Trabecula communis, an welchem er sich caudalwärts bis in den Bereich der ehemaligen Querverbindung der Intertrabecula mit den beiden Trabeculae und des vorderen Randes der Carotidencommissur festheftet und entspringt, gleichwie, jedoch in größerer Ausdehnung, an der soeben genannten, seitlich von der Hypophyse gelegenen Bindegewebsplatte. Noch weiter nach hinten, im Bereiche der Carotidencommissur, und der Intertrabecula (bis gegen den vorderen Rand der Basalplatte hin), ist er vom oberen Rande der Trabecula getrennt, und zwar beim reifen Embryo durch eine Venenkommissur zwischen den beiderseitigen Venae capitis laterales, welche caudal von der Carotidencommissur und zugleich mehr dorsal als diese gelegen ist und ein nach oben, hirnwärts gerichtetes Knie, zwischen den beiden Retractores, bildet. Von dieser Commissur sehe ich in meinen Serien derjenigen Stufen, welche der Stufe des reifen Embryos vorausgehen, nichts, und ich kann die Möglichkeit nicht ausschließen, daß es sich bei ihr überhaupt um ein Kunstprodukt, ent-

standen durch Zerreißung der Gefäßwände, handelt, da der Embryo, welcher der Serie zugrunde liegt, nicht ganz einwandfrei fixiert ist. Immerhin müßte man die nicht ganz wahrscheinliche Annahme machen, daß die beiderseitigen Venen gerade an der gleichen Stelle zerrissen seien. Auf alle Fälle lasse ich diese Frage offen. Im größeren vorderen Teile ihres Ursprunges sind also die beiderseitigen Retractores, durch die Hypophyse, weit voneinander getrennt. Hinter dem Organ und im Bereiche der Hypophysengrube kommen sie etwas näher zusammen, namentlich auch dorsal, doch nie so nahe wie für die beiderseitigen Recti externi angegeben.

Die Fenestra Oculomotorii ist rundlich, relativ klein, zum größten Teile durch den Nerven ausgefüllt, welcher von der hinteren oberen Ecke zur vorderen unteren schräg, in mediolateraler und caudo-rostraler Richtung, die Fenestra durchzieht. Hinten durch die Pila prootica, vorn durch die Pila metoptica, unten durch die Rudimente der Taenia supratrabecularis begrenzt und oben, gegen das Foramen Trochlearis, völlig abgeschlossen, kommuniziert das Fenster, wie gesagt, auf dem Stadium des Modelles, unten mit der Fenestra supratrabecularis.

Das Foramen Trochlearis liegt direkt oberhalb der Fenestra Oculomotorii, zugleich im ganzen ein wenig mehr caudalwärts als diese. Es ist von unregelmäßiger Gestalt und von dem Oculomotoriusfenster durch einen relativ recht breiten Knorpelstreifen getrennt.

Die Fenestra optica, nach vorn von der Fenestra Oculomotorii gelegen, ist dreieckig: zwei Ecken caudal, davon eine oben, eine unten, und eine vorn, und zwar vorn oben gelegen; mit einem hinteren geraden, fast senkrechten, einem oberen, fast geraden und fast horizontalen, und einem vorderen ausgeschnittenen, konkaven, dem Septum interorbitale und der Cartilago hypochiasmatica zukommenden Rande. Diesen vorderen Rand haben die beiderseitigen Fenestrae gemeinsam, indem sie in caudorostraler Richtung konvergieren. — Der obere Rand wird durch eine Knorpelplatte gebildet, welche die Fenestra von einer über ihr gelegenen Knorpel-lücke trennt und mit einem Teile der Taenia parietalis media der *Lacerta* (Gaupp, 1900, p. 472) verglichen werden kann, während die genannte Lücke als eine winzige Vorstufe der bei *Lacerta* außerordentlich großen Fenestra epioptica (Gaupp, 1900, p. 472) aufzufassen ist; sie dient, auf der Stufe meines Modelles, einem Gefäße zum Durchtritte. — Die Fenestrae opticae sind vergleichsweise nicht sehr groß, relativ jedenfalls wesentlich kleiner als z. B. bei *Lacerta*; eine Erscheinung, welche ja auch auf die übrigen Fenster zutrifft und mit der stärkeren Entfaltung oder, besser und richtiger, der vollständigen Erhaltung des Knorpelgerüstes bei *Chelone* zusammenhängt.

Die Taenia metoptica steht in sagittaler Richtung nahezu lotrecht, in querer schräg, von unten medial nach oben lateral, und geht jederseits unten in eine breitere, der Cartilago hypochiasmatica verbundene, aus zwei Hälften bestehende Knorpelplatte über, welche Gaupp Subiculum infundibuli genannt hat (1900, p. 471), weil auf derselben der vordere Umfang des Lobus infundibularis ruht. Der Taenia liegt lateral unten und zugleich caudal der Oculomotorius an, medial oben und zugleich rostral der Opticus. Die Spange hat also ganz ähnliche Beziehungen wie die das Foramen opticum der Säuger caudolateralwärts abschließende Spange, welcher sie zu vergleichen ist.

Wie vorhin schon gesagt, kann die unter der Fenestra epioptica gelegene Knorpelbrücke dem entsprechenden Teile der Taenia parietalis media der *Lacerta* verglichen werden; nicht der Fall ist dieses mit der unter dem Trochlearisloche, zwischen diesem und dem Oculomotoriusfenster gelegenen, beide Lücken voneinander trennenden Knorpelbrücke; denn bei *Lacerta* liegt der Trochlearis unterhalb der caudalen Hälfte der genannten Taenia, während hier, im Falle der *Chelone*, der Trochlearis oberhalb der in Rede stehenden Knorpelbrücke verläuft. Eine Erklärung für dieses verschiedene Verhalten liefert die Annahme, daß die Proreptilien noch ein sehr vollständiges Chondrocranium besessen haben und daß dann die Reduktion daran in den einzelnen späteren Reptilgruppen mehr selbständig erfolgt und demgemäß in den einzelnen Gruppen oft ihre eigenen, besonderen Wege gegangen ist. Bei *Lacerta* ist sie so erfolgt, daß der Oculomotorius und

Trochlearis durch eine gemeinsame, große, unter der Taenia parietalis media gelegene Lücke, die Fenestra metoptica, hindurchtreten (G a u p p, 1900, p. 473). Bei *Chelone* ist dies zunächst durchaus anders, indem, wie soeben für die Stufe des Modelles dargetan, Oculomotorius und Trochlearis, jeder seine eigene, geschlossene Knorpellücke hat. Beim reifen Embryo von *Imbricata* tritt nun etwas Ähnliches auf wie bei *Lacerta*, insofern als die auf der Stufe des Modelles das Trochlearisloch vollständig abschließende Knorpelbrücke teilweise, nämlich in ihrem caudalen Teile, durchbrochen, d. h. zurückgebildet ist, so daß jetzt das Trochlearisloch und Oculomotoriusfenster zusammenfließen, und da das letztere, wie schon auf dem Stadium des Modelles, an einer, jetzt ausgedehnteren Stelle, mit der darunter gelegenen Fenestra supratrabecularis kommuniziert, so haben wir nun eine einzige große Lücke vor uns, welche allerdings durch Reste der früher trennenden Spangen und daran anschließendes, aus dem Knorpel, durch Reduktion, hervorgegangenes Bindegewebe deutlich in einzelne Teile zerlegt wird, in welchen man ohne Schwierigkeit die früheren selbständigen Lücken erkennt. Diese nunmehr vorliegende große einheitliche Lücke kann wohl der Fenestra metoptica der *Lacerta* verglichen werden; und andererseits ist, nach dem Gesagten, das Material, welches bei *Lacerta* die caudale Hälfte der Taenia parietalis media aufbaut, bei *Chelone* in der oberhalb des Trochlearisloches gelegenen einheitlichen, breiten Seitenwandsknorpelmasse enthalten, während die beim jüngeren *Chelone*-Embryo das Trochlearisloch nach unten zu völlig abschließende Knorpelspange bei *Lacerta* kein Homologon hat, sondern hier gedacht werden müßte als eine, die oberen Teile der Fenestra metoptica durchquerende, die beiden Nerven trennende Spange. — Aus dem Gesagten ergibt sich nun noch ein Weiteres: wenn wir erwägen, daß auf den der Stufe des Modelles vorausgegangenen Stufen auch das Oculomotoriusfenster ringsum vollständig knorpelig geschlossen gewesen ist, so daß also drei vollkommen selbständige, gegeneinander völlig abgeschlossene Fenster bestanden haben (Fenestra supratrabecularis, Fenestra Oculomotorii und Foramen Trochlearis), so erkennen wir, daß in diesem Gebiete, bis zur Stufe des reifen Embryos, eine nicht geringe Reduktion des Knorpels erfolgt ist; es wird also das Chondrocranium, an der in Rede stehenden Stelle, noch heute, vor unseren Augen, ontogenetisch reduziert; meines Erachtens ein sicheres Zeichen, daß die ursprünglich vollständigere Entfaltung des Knorpelgewebes als primitives Merkmal aufzufassen ist. Dies erscheint mir als ein Punkt von nicht geringer Bedeutung in vergleichend anatomischer und auch systematischer Hinsicht, weshalb ich noch darauf zurückkomme. — N i c k (1912, p. 120 und 121) hat bei *Dermochelys* eine die Fenestra Oculomotorii von derjenigen des Trochlearis trennende Knorpelspange immer gefunden, bei *Chelone midas* nur bei dem von ihm untersuchten erwachsenen Exemplar. Bei dem von ihm untersuchten reifen *Midas*-Embryo fehlte die Spange auf der linken Seite gänzlich, auf der rechten war sie durch ein isoliertes längliches Knorpelstückchen vertreten, das zwischen der Austrittstelle des Oculomotorius und derjenigen des Trochlearis in Bindegewebe eingebettet lag. Auf Grund dieses Befundes kommt N i c k zu der Vermutung, daß es sich hier eher um Rückbildung der Spange zwischen Oculomotorius und Trochlearis handle als um beginnende Neubildung; jedoch erscheint ihm die letzte auch nicht ganz ausgeschlossen. Ich glaube, auf Grund meiner Befunde an *Imbricata* darf man Neubildung mit Bestimmtheit ausschließen. — Bei *Chelydra* treten Oculomotorius und Trochlearis durch Bindegewebe ohne jede Umgrenzung durch Knorpelteile (N i c k, 1912, p. 121).

Der h i n t e r e R a n d d e s S e p t u m i n t e r o r b i t a l e (Fig. 1 und 2, Taf. 1 und 2) ist schon kurz besprochen: im Bereiche der Fenestra optica ist er von hinten und oben her konkav ausgeschnitten, den vorderen Rand der beiden Fenestrae bildend, ebenso unten, über der Trabecula communis, von hinten und unten her konkav, so daß hier die schon genannte Incisura subseptalis entsteht, welche die Fenestrae supratrabeculares vorn ergänzt. Durch diese beiden Ausschnitte am hinteren Septumrande entsteht, eben zwischen denselben, eine mediane zapfenartige Fortsetzung des Septums, welche, weil die untere Incisur weniger hoch ist als die obere, dem unteren Rande des Septums näher liegt als dem oberen: es ist die schon erwähnte C a r t i l a g o h y p o c h i a s m a t i c a. Dieselbe endigt hinten zwischen den beiden Platten des Subiculum infundibuli, vor

der Hypophyse, in der Medianlinie, und ist auf der Stufe des Modelles an den beiden seitlichen Rändern ihres caudalen Endstückes mit den beiderseitigen Platten des Subiculum derart verbunden, daß man im Knorpel deutlich die Grenzen der einzelnen Teile erkennt, während beim reifen Embryo diese Teile ohne Grenzen im Knorpel ineinander übergehen.

Den oberen Abschluß dieser ganzen Gegend bildet (Fig. 1 und 2, Taf. 1 und 2) eine große, ausgedehnte Knorpelmasse, welche eine breite langgestreckte Platte bildet, hinten in die Taenia oder Lamina marginalis, unten in die Pila prootica und Pila metoptica übergeht, in der Ebene der vorderen Ecke der Fenestra optica ihre höchste Erhebung erreicht und, von da an nach vorn zu allmählich niedriger werdend und von der oberen vorderen Ecke der Fenestra optica an den oberen Rand des Septum interorbitale seitlich begleitend, ohne mit ihm homokontinuierlich zu verschmelzen, ganz vorn in die ins Dach der Nasenkapsel übergehende Cartilago oder Commissura sphenoethmoidalis ausläuft. Diese große Knorpelplatte stellt das Planum supraseptale dar; den die Verbindung mit der Taenia marginalis vermittelnden, über dem Foramen Trochlearis gelegenen Teil könnte man, ähnlich wie bei den Säugern, als Commissura orbitoparietalis bezeichnen. Im Gebiete dieser letzteren liegt, am oberen Rande, ein gegen das Foramen Trochlearis gerichteter Einschnitt, der dadurch bemerkenswert ist, daß in seinem Bereiche, namentlich seines hinteren Randes und der Tiefe, aber auch im Bereiche des unteren Teiles seines vorderen Randes, lateral vom Knorpel, demselben hier oben, am Rande, unmittelbar benachbart, der Ramus descendens ossis parietalis liegt. Die Incisur ist auch beim reifen Embryo vorhanden, und muß als Reduktionsprodukt aufgefaßt werden. Die Reduktion steht zweifelsohne in Zusammenhang mit der Anwesenheit des Ramus descendens parietalis und ergänzt die erwähnte, im Bereiche des Oculomotorius- und Trochlearisfensters stattfindende Reduktion zu einer Allgemeinerscheinung dieser Gegend. Der Einschnitt möge Incisura parietalis heißen, nach seinen Beziehungen zum Os parietale.

Die ganze Platte, vom Hinterrande der Commissura sphenoethmoidalis bis in die Gegend des Trochlearisloches, also bis zur Verbindung mit der Pila prootica und der Lamina marginalis, ist so gestellt, daß ihr unterer Rand mehr medial, der obere mehr lateral gelegen ist. Außerdem ist sie in sagittaler Richtung abgeknickt, indem ihr vorderer Teil, von der Ebene der oberen vorderen Ecke der Fenestra optica an, sagittal verläuft, während der hintere, zwischen oberer vorderer Ecke der Fenestra optica und Foramen Trochlearis gelegene Teil schräg verläuft, von vorn medial nach hinten lateral. Auch in diesem Verhalten ist der Einfluß des Bulbus oculi, bezw. des von diesem ausgeübten Druckes, zu erkennen und ausgedrückt.

Nur der hintere Teil der Platte, also nach vorn zu bis zur Ebene der vorderen oberen Ecke des Opticusfensters, gehört zum hinteren Teile der Orbitalregion; der vordere Abschnitt dagegen zum vorderen Teile derselben. Die Grenze zwischen den beiden Teilen der Platte entspricht ungefähr auch der Grenze zwischen den Ossa parietale und frontale, indem sich das Parietale dem caudalwärts abfallenden oberen Rande des hinteren Plattenteiles, das Frontale dem gleichfalls, jedoch rostralwärts, abfallenden oberen Rande des vorderen Plattenabschnittes, und zwar von außen her, anlegt, um von hier aus, in später noch zu beschreibender Weise, die Begrenzung des Cavum cranii zu ergänzen. Nur eine Bemerkung sei gleich hier angefügt: die genannten Deckknochen liegen, mit ihrer Masse, in einer nach außen, also, entsprechend dem Orte, mehr lateral oder dorsal befindlichen Ebene als die Wände des Primordialcraniums, wie dies ja längst bekannt ist und aus der Geschichte der Knochen ohne weiteres als notwendig erhellt. Wenn wir nun erwägen, daß früher, in verflossenen phyletischen Zeiten, auch im dorsalen Teile der Seitenwände und ebenso dorsal überall eine primordiale Skelettwand vorhanden gewesen ist, welche also nach innen von den Belegknochen gelegen war, so ergibt sich, daß mit der Reduktion der primordialen Wand und der Übernahme ihrer, auf die Begrenzung des Cavum cranii gerichteten Funktion durch die nach außen von ihr gelegenen Deckknochen, an allen Stellen, an welchen dieses stattfand, eine Vergrößerung des Binnenraumes des Schädels, also der Schädelhöhle, verbunden gewesen sein mußte; eine Vergrößerung, welche in ihrem Grade abhängig war von der Dicke der primordialen Wand und

dem Umfange des in Rede stehenden Prozesses; also, im allgemeinen, da die Reduktion des Primordialcraniums in der aufsteigenden Tierreihe zugenommen hat, ebenfalls in dieser Reihe entsprechend gewachsen ist. Den stärksten Grad hat sie also, alles in allem genommen, in der Reihe der Mammalia ditremata erreicht. Sehr schön läßt sich dieser Vorgang und dieses Verhältnis am erwachsenen *Chelone*-Schädel erkennen, und zwar an Stellen, an welchen primäre und sekundäre Knochen aneinandergrenzen; besonders gut an der Grenze zwischen Supraoccipitale und Parietale: indem das erste, mit seinem Vorderrande, durchaus nach innen von dem das Cavum cranii mitbegrenzenden Teile des Parietale liegt, kommt es deutlich zur Geltung, wie im Bereiche des medial gelegenen Supraoccipitale, entsprechend der Dicke seiner Wand, die Schädelhöhle noch mehr eingeengt erscheint als da, wo der Innenseite des Parietale keine primordiale Wand mehr aufliegt.

Betrachten wir nun noch die Stellung der primordialen Seitenwände der hinteren Orbitalregion im ganzen, so kommt das gleiche zum Ausdrucke wie schon früher für die einzelnen Glieder derselben: die Wände stehen in zweifacher Richtung schräg, in rostrocaudaler und ventrodorsaler, und zwar: in der ersten Richtung von rostral medial nach caudal lateral, in der zweiten von ventral medial nach dorsal lateral. Dementsprechend ist, in dieser Gegend, im Bereiche des Knorpelskelettes, das Cavum cranii ventral schmäler als dorsal, rostral schmäler als caudal. Es liegen hier die Folgen der Ausbildung der Tropidobasie vor, also die Wirkung des durch die Vergrößerung der Bulbi oculorum hervorgerufenen Druckes. Wie man in den Serien, und bei Verfolgung der Entwicklung auf den verschiedenen, einander folgenden Stufen feststellen kann, drücken die wachsenden und sich außerordentlich vergrößernden Bulbi vornehmlich in drei Richtungen: in medialer, rostrocaudaler und ventrodorsaler. Der medial gerichtete Druck überwiegt, ist in der vorderen Orbitalregion am stärksten, und zwar in den unteren Abschnitten derselben; daher hier das Septum interorbitale entsteht; caudalwärts und dorsalwärts nimmt er ab, und so weichen die Seitenwände allmählich auseinander. Der Druck in ventrodorsaler Richtung kommt dadurch zustande, daß die Augäpfel wesentlich tiefer liegen als die Decke des Schädels. So wird das Cavum cranii nicht einfach nur nach hinten gedrückt, sondern, in den vorderen Teilen, zugleich nach oben; wo es aber entsprechend an Höhe reduziert wird. Die Schädelhöhle ist dementsprechend geformt, da ihr die begrenzenden Wände notgedrungen die Form, wenigstens im allgemeinen Umrisse, vorschreiben.

Kurz zu gedenken ist noch des schon erwähnten Cavum epiptericum (Gaupp) (Fig. 1, Taf. 1; Textfig. 9, p. 98, und Textfig. 14, p. 103). Es ist jener Raum des Kopfes, welcher in der hinteren Orbitalregion gelegen ist zwischen den primordialen Seitenwänden des Cavum cranii auf der medialen und dem Processus pterygopalatinus Palatoquadrati mit Processus epipterygoideus s. ascendens (Epipterygoid), sowie dem Ramus descendens Parietalis und Ramus ascendens Pterygoidei auf der lateralen Seite, caudal begrenzt vom vorderen Rande der Basalplatte, der Fenestra prootica und der vorderen Wand der Ohrkapsel, unten caudal und rostral im wesentlichen vom Pterygoid, dazwischen, in der Hypophysengegend, eine Strecke weit von dem Pterygoide und dem Rudimente des Processus basipterygoideus, rostral dagegen frei und offen auslaufend, und zwar gegen die Orbita hin. In diesem Raume, welcher also lateral von der Hypophyse und der Trabecula gelegen und kein Hohlraum, sondern mit Organen und Bindegewebe, welches dieselben zusammenhält, ausgefüllt ist, liegen folgende Weichteile: caudal: oben das Ganglion Trigemini (von welchem seitlich der Ramus tertius und secundus abgehen, die eigentlich nicht mehr im Cavum liegen, oder, wie auf der Stufe des Modelles, höchstens gerade noch mit ihren Ursprungsstücken), darunter: lateral die Vena capitis lateralis, medial der Nervus abducens; beim Embryo auf der Stufe des Modelles, vollends aber beim reifen Embryo, müssen auch die Carotis interna und die sie begleitenden Nervenäste, der Ramus palatinus des Facialis (Nervus petrosus superficialis major) und der Ramus petrosus profundus major des Sympathicus, welche über dem Pterygoid, unter der Vena capitis lateralis und dem Nervus abducens, gelegen sind, hierher gerechnet werden; im mittleren Teile, im Bereiche der Trabecula und des Processus epipterygoideus s. ascendens Palatoquadrati: der vorderste Teil des Ganglion Gasseri, die Vena capitis lateralis, der Abducens, die Carotis und die sie begleitenden Nerven; dazu

kommt dann noch, medial vom Abducens, der Ursprungskopf des Musculus retractor bulbi oculi; außerdem treten oben ein, medial vom Ganglion Gasseri, der Oculomotorius und darüber der Trochlearis; die Carotis begibt sich medialwärts und dann, um die untere und mediale Seite der Trabecula herum, nach oben, um, nach unten und etwas seitlich von der Hypophyse, ins Cavum cranii primarium einzutreten, hierselbst gleich die Commissur mit dem andersseitigen Gefäßstamme bildend; vor ihrem Eintritte ins Cavum cranii primarium aber entsendet sie nach vorn den schon beschriebenen Ast, welcher zur Seite und etwas nach unten von der Trabecula, also ebenfalls noch im Cavum epiptericum liegt; im vordersten Teile, ganz vorn im Bereiche der vorderen Öffnung des Cavum, sind alle die eben genannten Teile vorhanden, mit Ausnahme der Carotis und an Stelle des Ganglion Gasseri der Ramus primus des Trigeminus. Dieser zerfällt sofort in zwei Zweige, einen oberen schwächeren, lateral vom Trochlearis vorbeiziehenden, und einen unteren stärkeren, lateral vom Oculomotorius gelegenen, dessen Fortsetzung als Nervus ethmoidalis in die Nasenhöhle gelangt. (Beim Embryo des Modelles gehen diese beiden Zweige selbständig vom Ganglion ab, und so sehe ich es auch bei einem daraufhin geprüften, noch etwas jüngeren Embryo; in der Serie des reifen Embryos aber entspringen sie mit einer gemeinsamen, jedoch nur ganz kurzen Wurzel.)

Besonders bemerkenswert ist das angegebene Verhalten der Carotis: sie tritt also bei *Chelone* zunächst in das Cavum epiptericum ein und dann erst, nachdem sie eine Strecke weit in demselben nach vorn verlaufen ist (wobei sie lateral von der Trabecula liegt), aus diesem heraus in das Cavum cranii primarium über. (Der Verlauf des Gefäßes im Cavum epiptericum entspricht etwa der Länge der hinteren Hälfte der Trabecula.) Mit dem angegebenen Verhalten, nämlich daß sie zunächst ins Cavum epiptericum und dann erst, aus diesem heraus, ins Cavum cranii primarium eintritt, erinnert die Carotis der *Chelone* an das Verhalten der Carotis der Mammalia ditremata; ein Punkt, auf welchen ich noch zurückkomme.

b) Vorderer Teil der Orbitalregion (Fig. 1 und 2, Taf. 1 und 2). Derselbe ist, wie schon angegeben, ausgezeichnet vor allem durch die Anwesenheit des Septum interorbitale; ferner durch die starke Reduktion des ihm zukommenden Teiles des Cavum cranii und der Lage desselben oberhalb des Septums, d. h. zugleich im ganzen nach oben von den Augen, welches phylogenetisch als ein sekundärer Zustand aufzufassen und eben die Folge der Ausbildung der Tropidobasie ist.

Das Septum interorbitale ist sehr vollständig knorpelig und weist fast keinerlei Fensterbildung auf; ganz im Gegensatze zum Interorbitalseptum der Saurier, für welche Gaupp (1900, p. 474—475), bei *Lacerta*, eine große Fenestra septi angegeben hat. Nur eine kleine Lücke besteht vorn oben, im Bereiche der Wurzeln der Carlitagines sphenoethmoidales (Fig. 1, Taf. 1), und ist als der winzige Anfang einer Fensterbildung zu deuten.

Daß das Septum bei *Chelone* vergleichsweise wenig mächtig ist, habe ich oben schon dargetan und verweise auf das dort Gesagte.

Das Septum ist caudal etwas höher als rostral, und nimmt nach vorn zu allmählich an Höhe ab, am Modelle von etwa 5 cm unmittelbar vor der Fenestra optica auf 4 cm unmittelbar hinter der Nasenkapsel. Der Höhenunterschied ist also nur gering, jedenfalls wesentlich geringer als bei *Lacerta*, wenn man hier die Fenestra septi mit zum Septum rechnet; außerdem ist zu beachten, daß bei *Lacerta* die größte Höhe nicht unmittelbar vor der Fenestra optica liegt, sondern etwas weiter vorn, fast nahezu in der Mitte des Septums; bei *Chelone* dagegen liegt sie nur ganz wenig nach vorn entfernt von dem Opticusfenster. Daher ist die äußere Gestalt in beiden Formen sehr verschieden: bei *Lacerta* steigt der obere Rand, von der Fenestra optica ausgehend, eine lange Strecke weit erst noch nach oben zu an, um dann wieder auf eine größere Strecke weit nach unten abzufallen. Bei *Chelone* ist jener Anstieg vor der Fenestra optica nur kurz und wenig hoch. Von da an wird das Septum dann allmählich etwas niedriger. Nick gibt (1912, p. 125) ganz Ähnliches an.

Der untere Rand des Septums ist verdickt, namentlich in der caudalen Hälfte, und geht hinten kontinuierlich in die beiden Trabeculae über. Vorn legt sich ihm von unten her der Vomer, und zwar mit

seiner Dorsalplatte, an (Fig. 1, Taf. 1), von der Seite her jederseits ein später noch näher zu beschreibender flügelartiger Knorpel, welcher medialwärts ebenfalls an den Vomer anstößt und nach vorn bis in die caudale Ebene der Nasenkapsel, also der Ethmoidalregion, reicht. Ich möchte den verdickten unteren Rand des Interorbitalseptums der *Chelone* nicht Trabecula communis nennen, da es nach meinen (früher, 1912, Verhandl. der anatom. Gesellsch., mitgeteilten) embryologischen Beobachtungen wohl sicher ist, daß derselbe, nach vorn von der oben beschriebenen gemeinsamen Platte der Trabeculae, nicht durch die Trabeculae gebildet wird. Ich komme auf diese Frage noch im entwicklungsgeschichtlichen Teile zurück und bezeichne einstweilen als Trabecula communis nur das im Bereiche des ehemaligen Hypophysenfensters gelegene Stück, welches, wie oben dargetan, sicher durch die beiden Trabeculae gebildet wird, und zwar durch quere Verbreiterung und gegenseitige Verschmelzung derselben.

Der hintere Rand des Septums ist schon geschildert: er bildet, mit einem konkaven Ausschnitte, den gemeinsamen vorderen Rand der Fenestrae opticae, unten die oben schon beschriebene Incisur, und läuft dazwischen caudalwärts in die schon beschriebene, die Fenestra optica unten, die genannte Incisur oben begrenzende Cartilago hypochiasmatica aus.

Der obere Rand ist überall frei und bildet die Mitte des Bodens des hier gelegenen Teiles des Cavum cranii. Seitlich vom Rande liegen dem obersten Grenzstreifen des Septums die untersten Teile der Plana supraseptalia an. Dieselben sind auf der Stufe des Modelles dem Septum nicht homokontinuierlich, d. h. reifknorpelig, verbunden, sondern nur durch ein vorknorpeliges oder teilweise schon jungknorpeliges Gewebe, so daß die Grenze zwischen beiden Teilen gut zu erkennen ist. Nur vorn im Bereiche der kleinen Fenestra ist, an einer ganz kleinen Strecke, der obere, vom übrigen Teile durch die Lücke abgetrennte Rand des Septums mit den Wurzeln der Cartilagines sphenoethmoidales bereits etwas inniger verschmolzen. Beim reifen Embryo finde ich, gleich wie Nick für *Midas* und *Chelydra* (p. 126), die Plana supraseptalia fast in ganzer Ausdehnung mit dem Septum verschmolzen. Es erweist sich damit die Trennung beider Teile ontogenetisch als der primäre, die homokontinuierliche Verbindung als der sekundäre Zustand. Da ist es nun von Interesse, daß Nick (p. 126) für *Dermochelys* gefunden hat, daß eine Verbindung zwischen Septum und Plana supraseptalia nur an einer beschränkten Stelle vorhanden ist, während im größten, insbesondere im vorderen und hinteren Teile die Supraseptalplatten dem Septum nur anliegen. Damit bleibt *Dermochelys* an den meisten Stellen auf einer ontogenetischen Durchgangsstufe der *Chelone* stehen und erweist sich, in diesem Punkte, als primitiv, wie es auch der Annahme Nick's entspricht.

Auffallend gestaltet ist der obere Septumrand im vordersten Teile, etwa von der Ebene der Mitte der kleinen Fenestra an nach vorn, also im Bereiche der Cartilagines sphenoethmoidales: hier erhebt sich der Rand plötzlich wesentlich höher als in den caudalen Teilen, wird auch wesentlich dicker, während er dahinter ganz dünn und oben scharf ist, so daß er zwischen den Plana supraseptalia in der Ansicht von oben kaum ins Auge fällt. In dem genannten vordersten Abschnitte dagegen erscheint (Fig. 2, Taf. 2), durch das angegebene Verhalten, der obere Septumrand wie eine zwischen den Cartilagines sphenoethmoidales liegende mediane Leiste, welche nach vorn, allmählich breiter werdend, in die Mitte der Decke der Nasenkapsel übergeht. Zwischen ihr und den vorderen Teilen der Cartilagines sphenoethmoidales liegen die Spalten, durch welche die beiden N. olfactorii aus dem Cavum cranii, in der Richtung nach abwärts, austreten, d. h. also die beiden Foramina olfactoria.

Das Planum supraseptale nimmt im Bereiche der vorderen Orbitalregion, in caudorostraler Richtung, schnell an Höhe ab (Fig. 1, Taf. 1); während der untere Rand nahezu horizontal verläuft, fällt der obere, vom höchsten Punkte des Planums aus, nach vorn zu ab, zunächst stärker, dann weniger stark. Der untere Rand verläuft zugleich sagittal, wie das Septum, der obere dagegen schräg, von rostral medial nach caudal lateral. Vorn geht das Planum in eine rundliche, von der Seite her etwas plattgedrückte, rostral-

wärts etwas lateralwärts ausbiegende Knorpelspange über, welche das Planum mit dem Dache der Nasenkapsel (Tectum nasi) verbindet; es ist die schon erwähnte Cartilago sphenoethmoidalis (Gaupp, 1900, p. 476).

Die beiderseitigen Plana supraseptalia und die Cartilagines sphenoethmoidales fassen, in der vorderen Orbitalregion, einen, in caudorostraler Richtung, immer schmäler und niedriger werdenden, V-förmigen Raum zwischen sich, welcher den vordersten, über dem Interorbitalseptum gelegenen Teil des Cavum cranii darstellt. Im hinteren weiteren Abschnitte desselben liegen die Lobi olfactorii, von welchen jeder je einem Planum supraseptale aufliegt. Vorn liegen, in deren Fortsetzung, die beiden Riechnerven, welche dann jederseits zwischen Septum und Cartilago sphenoethmoidalis austreten.

Ähnlich wie in der hinteren Orbitalregion und der Ohrgegend die Parietalia die Skelettbegrenzung des Cavum cranii ergänzen, dorsal wie lateral, und zwar an den Seiten mit einem neuen, absteigenden Teile, welcher dem entspricht, was ich früher Innenlamelle genannt habe (1909, Anat. Anz., Bd. 35, p. 124 und 125), in ähnlicher Weise ergänzt jederseits das bis zum Hinterrande der Nasenkapsel und dem vorderen Ende der Cartilago sphenoethmoidalis reichende Frontale die Skelettbegrenzung des Cavum cranii in der vorderen Orbitalregion, des vorderen engen Teiles desselben, und zwar ebenfalls an den Seiten und dorsal; und auch hier an den Seiten durch eine neue, absteigende Lamelle, welche in dem von mir auseinandergesetzten Sinne als Innenlamelle zu bezeichnen ist, während der dorsal gelegene Teil dem alten Teile des Hautknochens entspricht, welchen ich als Außenlamelle bezeichnet habe. Das Nähere wird im zweiten Teile der Arbeit abgehandelt werden.

Das Foramen olfactorium ist sehr eng und schmal, etwas in die Länge gezogen, jedoch auffallend kurz, überhaupt vergleichsweise klein, schräg, von vorn lateral nach hinten caudal, gestellt. Es ist von dem andersseitigen Foramen durch den oberen Rand des Interorbitalseptums, insbesondere die schon genannte, nach oben vorspringende Leiste, vollständig getrennt, wie es auch Nick bei *Dermochelys* und *Midas* angibt, beim letzten Tiere aber nur für den erwachsenen Zustand, während er beim Embryo die Verhältnisse anders findet (p. 127 und 128). Das Foramen liegt in *Imbricata* auffallend weit caudal und führt direkt abwärts. Die Nervenfasern treten durch dasselbe abwärts und schräg nach vorn, um durch eine große Lücke in der Hinterwand der Nasenkapsel in die Nasenhöhle und hier, im Bereiche der caudaloberen Ecke des Nasenschlauches und etwas medial von derselben, an das Epithel zu gelangen. Ich finde diese Verhältnisse, soweit sie das Skelett betreffen, bemerkenswert verschieden von den durch Gaupp für *Lacerta* dargestellten Verhältnissen und komme später darauf zurück.

Der Nervus ethmoidalis des ersten Trigeminusastes tritt, aus caudaler Richtung kommend, nach vorn und medialwärts verlaufend, in schräger Richtung unter der Cartilago sphenoethmoidalis in die Nasenhöhle ein.

Was nun noch die schon erwähnte, vorn dem unteren Rande des Septums, oberhalb der Dorsalplatte des Vomers anliegende Knorpelplatte betrifft (Fig. 1 und 3, Taf. 1 und 3), so ist dieselbe etwas in die Länge gestreckt, flügelförmig, hinten in einen schmalen Fortsatz, vorn in eine stumpfe, medial gelegene Ecke auslaufend, konvex-konkav, und zwar oben konvex, unten konkav. Die morphologische Bedeutung dieses Knorpels ist nicht ganz leicht auszumachen. Mit den ihm unmittelbar benachbart liegenden Teilen der Nasenkapsel steht er nicht in Zusammenhang. Auch liegt er als Ganzes caudal zu den übrigen Teilen der Kapsel. Ich nenne diese Knorpelplatte Cartilago hyperchoanalis und komme bei der Besprechung des Ethmoidalskelettes noch eingehend auf dieselbe zurück.

Das Primordialskelett der Augengegend als Ganzes hat, ganz allgemein genommen, die Form eines Keiles, mit dem breiten Teile hinten, der schmalen Kante vorn. Diese Form bedingt ja auch wesentlich mit die Form des Gesamtcraniums und ihre eigenartige Gestalt verleiht demselben den tropidobasischen Charakter.

Noch ist kurz des Skleraknorpels zu gedenken (vergl. Textfig. 26, p. 151), welcher nach Gegenbaur (1898, Bd. I, p. 925) den Ausgangszustand für die Sklera bildet und vom Knorpel des Craniums, ins-

besondere der Orbitalwand, abzuleiten ist. „Der alten Annahme, sagt Gegenbaur, daß überall Knorpelgewebe aus Bindegewebe hervorgehen könne, kann auch hier keine Berechtigung zukommen.“ Bei *Chelone* ist der Skleraknorpel gut entwickelt, aber nicht in Zusammenhang mit dem Neurocranium. Er ist Hyalinknorpel und schon beim Embryo von 8,5 mm Msl vorhanden. Auf der Außenseite läßt er ein lockeres Perichondrium erkennen.

Einige vergleichend-anatomische Bemerkungen.

1. Die Zahl der Nervenlöcher. Bei der Besprechung der Hinterhaupts- und Ohrgegend haben wir gesehen, daß die denselben zukommenden Nerven alle, mit Ausnahme des dem Vagus zugesellten Accessorius, ihre eigenen besonderen Foramina und Kanäle in der Wand des Neurochondrocraniums haben. So hat in der Hinterhauptsgegend der Hypoglossus seine eigenen Foramina, an der Grenze dieser Gegend zur Ohrgegend der Vagus das seinige, und in der Ohrgegend wieder Glossopharyngeus, Acusticus und Facialis die ihrigen. Ganz besonders ist dies für den Glossopharyngeus hervorzuheben, für welchen darin vielleicht ein primitives Merkmal erblickt werden darf.

In der Orbitalregion treffen wir nun etwas ganz Ähnliches: Abducens, Trigeminus, Trochlearis und Oculomotorius haben alle jeder für sich seine eigene Öffnung in der Primordialschädelwand. Rechnen wir noch hinzu, daß ja auch Opticus und Olfactorius, welches allerdings keine Hirnnerven im Sinne der übrigen sind, ihre eigenen Foramina haben, so ergibt sich, daß bei *Chelone* sämtliche Hirnnerven, mit Ausnahme des Accessorius, ihre eigenen, von denjenigen der übrigen Nerven getrennten Durchtrittsöffnungen und Kanäle im Primordialneurocranium haben. Darin darf, ganz allgemein, gewiß ein primitives Quadrupedenmerkmal erblickt werden. Ganz besonders ist in der Orbitalregion das, wenigstens auf früherer Stufe gegebene, vollständig getrennte Austreten von Oculomotorius und Trochlearis ein ursprüngliches Merkmal, das bei Sauriern, nach Gaupp's Darstellung für *Lacerta*, bereits geschwunden ist. Allerdings fließen späterhin auch bei *Chelone* diese Nervenlöcher zusammen, in ähnlicher Weise wie es bei *Hatteria* geschieht, bei welcher auch ontogenetische Reduktionen an diesen Stellen der Knorpelwand stattfinden. — Im einzelnen bestehen, neben dem allgemein primitiven Zustande, im besonderen auch sekundäre Spezialisierungen: wie beispielsweise das Zusammenfließen der ursprünglich drei Hypoglossusforamina zu zweien, oder die (oben angegebene) Vermehrung der Acusticusforamina. An dem primitiven Charakter der Allgemeinerscheinung, daß jeder Hirnnerv seinen eigenen, abgeschlossenen Weg durch den Knorpelschädel nimmt, ändert dies jedoch nichts.

2. Processus clinoidei der *Chelone* und Dorsum sellae der Mammalia. Aus den Untersuchungen Voit's (1909) am Kaninchen und seinen Vergleichungen der Kaninchenverhältnisse mit denjenigen der *Lacerta* geht hervor, daß das „Dorsum sellae“ des Säugetierschädels keineswegs der Crista sellaris des *Lacerta*-Schädels gleichgesetzt werden kann. An dem Dorsum sellae der Mammalia sind zwei Seitenpfeiler und eine dorsale, quere, die Medianebene kreuzende, zwischen den Seitenpfeilern ausgespannte Verbindungsbrücke zu unterscheiden. Die Seitenpfeiler sind die Processus clinoidei posteriores und, wie Voit (1909, p. 548 und 549, 565 und 566) dargetan hat, auf die primäre Seitenwand des Knorpelschädels in der Hypophysengegend zurückzuführen; während die dorsale quere Verbindungsbrücke derselben wohl als Neuerwerbung der Säugetiere aufzufassen ist, als Neubildung, entstanden in dem Bereiche des von Gaupp als Mittelhirnpolster bezeichneten Bindegewebes, und nicht als der Basalplatte zugehörig zu betrachten; zugunsten welcher Auffassung auch Fischer's (1903, p. 389) Beobachtung einer selbständigen Verknorpelung der oberen Teile der Sattellehne beim *Macacus* anzuführen ist. Im speziellen vergleicht Voit (1909, p. 548 und 549) die Seitenpfeiler des Dorsum sellae mammalium dem hinteren (caudalen) Teile der Supratrabecularspange der *Lacerta*, welche sich vom Subiculum infundibuli caudalwärts erstreckt und, medial vom Abducensloche, dort wieder ins übrige Primordialskelett übergeht, wo Crista sellaris und Basalplatte zusammenstoßen und sich vereinigen.

An diese letzte, die spezielle Vergleichung knüpfe ich an, indem ich die Verhältnisse der *Chelone* zugrunde lege.

Ich habe schon oben (p. 105 und 107—108) kurz darauf aufmerksam gemacht, daß in der fraglichen Gegend im Skelettverhalten Unterschiede bestehen zwischen *Chelone* und *Lacerta*; und zwar sind dieselben darin gegeben, daß einmal bei *Chelone* die Taenia supratrabecularis caudal in die Pila prootica übergeht, bei *Lacerta* dagegen, medial von derselben, in die vordere mediale Ecke der Basalplatte, und zweitens die basale Wurzel der Pila prootica bei *Chelone* zum Abducenskanal durchaus medial gelegen ist, bei *Lacerta* dagegen lateral. Bei *Chelone* liegt also die Wurzel der Pila prootica weiter medial als bei *Lacerta* und hat ungefähr die gleiche Lage wie bei *Lacerta* das caudale Ende der Supratrabecularspange; die beiderseitigen Pilae prooticae stehen also bei *Chelone*, mit ihren unteren Teilen, viel dichter beisammen als bei *Lacerta* und sind außerdem viel breiter als bei der letzteren. So erklärt es sich auch, daß bei *Chelone* die Taenia supratrabecularis caudalwärts in die Pila prootica übergeht und nicht, wie bei *Lacerta*, unabhängig von derselben ihr caudales Ende findet; und die ganzen vorhandenen Unterschiede sind wohl darauf zurückzuführen, daß die Reduktionen der Seitenwände des Primordialneurocraniums, welche zur Bildung dieser Taeniae und Pilae führten, in beiden Gruppen selbständig und unabhängig voneinander erfolgt sind; was wiederum darauf hinweist, daß das Primordialneurocranium der heutigen Reptilien auf einen vollständigeren Knorpelschädel zurückzuführen ist, und wir einen solchen also für die gemeinsame Stammgruppe der Reptilien annehmen müssen.

Die Wurzeln der beiden Pilae prooticae der *Chelone* haben nun zum Abducens die gleiche Lage wie die beiden Seitenpfeiler des Dorsum sellae mammalium, indem sie medial von demselben und seinem Kanale liegen. Außerdem gehören sie, gleich diesen Seitenpfeilern, der primären Seitenwand des Chondroneurocraniums an. Daher glaube ich, daß man diese beiderseitigen Teile einander gleichsetzen und also die Seitenpfeiler des Dorsum sellae mammalium den Wurzeln, also unteren Abschnitten, der beiden Pilae prooticae der *Chelone* vergleichen und als denselben homolog erachten darf.

Aus diesen Wurzeln der Pilae prooticae der *Chelone* gehen nun, bei der Verknöcherung, die beiden (namentlich bei *Midas* wohl entwickelten) Processus clinoidei des Basisphenoids hervor, beim Mammale aus den Seitenpfeilern des Dorsum sellae die beiden Processus clinoidei posteriores. Man wird also auch diese Produkte der Verknöcherung in beiden Gruppen einander gleichsetzen dürfen und sagen, daß der Processus clinoides posterior des Säugerschädels dem Processus clinoides des *Chelone*-Schädels entspricht.

Ich halte diese Vergleichung für noch präziser als die von Voit angestrebte: Seitenpfeiler des Dorsum sellae = hinterem Teile der Supratrabecularspange der *Lacerta*; und zwar deswegen, weil die Wurzel der Pila prootica der *Chelone* dem Seitenpfeiler des Dorsum sellae der Säuger unverkennbar mehr ähnlich ist als der caudale Teil der Supratrabecularspange der *Lacerta*, und zwar schon wegen der Stellung dieser Teile: die Supratrabecularspange der *Lacerta* ist, von der Stelle ihres caudalen Ursprunges aus, ausgeprochen nach vorn gerichtet, die Wurzel der Pila prootica der *Chelone* dagegen, und zwar gleich dem Seitenpfeiler des Dorsum sellae mammalium, mehr dorsalwärts. Ich bin also der Ansicht, daß die Säugerverhältnisse eher aus einer Anordnung der Teile nach Art der *Chelone*-Verhältnisse hervorgegangen sind als aus einer solchen nach Art der *Lacerta*-verhältnisse. Die Taenia supratrabecularis der *Chelone* kann dann in Parallele gestellt werden mit der Interclinoidspange der Mammalia. Auch Gaupp hat (1902, p. 213) eine solche Vergleichung gegeben, dabei aber die Supratrabecularspange der *Lacerta* im Auge gehabt. Ich stimme also im Prinzip mit Gaupp überein, doch halte ich auch hier die *Chelone*-Verhältnisse für noch geeigneter, zur Vergleichung herangezogen zu werden, als die Verhältnisse der *Lacerta*, und zwar wegen des Verhaltens der Supratrabecularspange zur Pila prootica, indem beide bei *Chelone* direkt miteinander verbunden sind. — Ich sehe also auch hier eine nicht unbedeutende Annäherung der *Chelone*-Verhältnisse an diejenigen der Mammalia. Es fehlt bei *Chelone* eigentlich nur die dorsale quere Verbindung der beiden Processus clinoidei, um das Bild eines typischen Dorsum sellae zu vervollständigen. Ja, am embryonalen Primordialcranium, wenigstens auf der Stufe des Modelles, könnte man eventuell sogar die Anfänge einer solchen dorsalen queren Verbindungsspange erblicken in dem oben be-

schriebenen, an der medialvorderen Seite der Pilae prooticae, in der Höhe der Taenia supratrabecularis, entspringenden beiderseitigen Fortsätzen, welche nach vorn gegen die zuletzt genannte Spange hin, zugleich aber auch ausgesprochen medialwärts gerichtet sind (Fig. 2, Taf. 2). Kein Zweifel: würden die beiderseitigen Fortsätze medianwärts vor- und einander entgegenwachsen und sich schließlich miteinander verbinden, dann hätten wir, im wesentlichen, das gleiche Bild wie beim Dorsum sellae der Mammalia.

3. Daß die Taenia metoptica der hinteren Wurzel der Ala orbitalis der Mammalia, also der hinteren Begrenzungsspange des Foramen opticum entspricht, hat schon Gaupp (1902, p. 212) ausgesprochen und ist auch meine Ansicht.

4. Reduktion der primordialen Seitenwände. Ich habe oben gezeigt, daß die primordialen Seitenwände der Orbitalregion auf jüngerer Embryonalstufe vollständiger sind als später. Es macht also, wie ich schon früher (1912) kurz angegeben habe, heute noch, vor unseren Augen, während der Ontogenese die primordiale Seitenwand Reduktionen durch. Daraus ergeben sich wichtige Schlüsse: einmal derjenige, daß, im vorliegenden Falle, die größere Vollständigkeit des Knorpelskelettes als ursprünglich, also als primitives Merkmal, anzusehen ist, wie ich schon oben behauptet habe; zweitens Schlüsse im Hinblick auf den Processus descendens ossis parietalis, des sogen. Parietalpfeilers, und zwar im allgemeinen und über sein Verhalten im besonderen.

Nick nämlich hat, mit Recht, darauf hingewiesen, daß zweifelsohne Beziehungen bestehen einerseits zwischen dem Vorhandensein des Processus descendens parietalis überhaupt und seinem Entwicklungsgrade im besonderen und andererseits dem Entwicklungsgrade des Knorpelskelettes der entsprechenden Gegend: wo der Parietalpfeiler stark entfaltet ist, da ist das zugehörige Knorpelskelett in der Regel in entsprechender Reduktion, und umgekehrt: wo der Parietalpfeiler schwach, da die Knorpelentfaltung stark.

Nun sehen wir, wie angegeben, bei *Chelone* heute noch, in der Ontogenese, die Reduktion des Knorpelskelettes in der in Rede stehenden Gegend sich vergrößern, zunehmen, indem an dem Primordialskelette, welches ja, in phylogenetischer Hinsicht, schon an und für sich nicht mehr vollständig ist, ein weiteres Zugrundegehen von Knorpel stattfindet, wodurch ursprünglich getrennte Lücken und Foramina zusammenfließen. Diese tatsächlich nachweisbare Reduktion des Knorpelskelettes, welche, als im Bereiche der Foramina Oculomotorii, Trochlearis und deren Umgebung stattfindend, ins Gebiet des Processus descendens ossis parietalis fällt, macht es sehr unwahrscheinlich, daß zugleich auch die Parietalpfeiler dieses Tieres in Reduktion begriffen sind, wie dies Nick an einer Stelle (p. 117) vermutungsweise ausspricht. Nun sind aber, wie bereits Baur (1889, Biol. Centralbl., Bd. 9, p. 188) angegeben hat, die Processus descendentes ossium parietalium der rezenten Cheloniiden weniger mächtig und schwächer entwickelt als bei anderen Schildkröten, namentlich in sagittaler Richtung. Um dies zu erkennen, braucht man nur den Schädel einer *Podocnemis* oder einer *Chelydra* neben denjenigen einer *Chelone (Midas* oder *Imbricata)* zu halten: die vergleichsweise schwache Entwickelung des Processus bei *Chelone* fällt sofort in die Augen. Wenn wir nun, nach dem Gesagten, auf Grund der Tatsache, daß der Knorpel in dieser Gegend in Reduktion begriffen ist und zugleich ein Wechselverhältnis, in dem angegebenen Sinne, besteht zwischen der Entfaltung des Knorpelskelettes und derjenigen der Processus descendentes Parietalium, die letzteren, also die Parietalpfeiler, nicht gut als in Reduktion befindlich betrachten können, so müssen wir in ihrer relativ geringen Mächtigkeit, vor allem in der geringen sagittalen Ausdehnung, namentlich des unteren Abschnittes des Processus, ein ursprüngliches, also primitives Merkmal erblicken, eine Auffassung, welche ich, auf Grund der angegebenen Tatsachen, wirklich vertrete; welche aber auch noch weitere Stützen erhalten kann. Wie ich nämlich im entwicklungsgeschichtlichen Teile, aus der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, beweisen werde, ist der Processus descendens ossis parietalis, welcher nichts anderes darstellt, als was ich früher „Innenlamelle" der Hautknochen des Schädels, insbesondere der Schläfengegend, genannt habe, ein sekundärer Teil des Parietales, eine Neuerwerbung, welche, in dieser Vollendung, die Schildkröten wohl erst in ihrer eigenen

Reihe gemacht haben, und mit welcher sie sich, m. E. und wie ich später darlegen werde, außerordentlich den Säugern nähern, indem dieser Teil des Parietales medial von der Trigeminuskiefermuskulatur liegt wie der größte Teil des Säugerparietale auch, während der ursprüngliche, alte Teil des Knochens lateral von dieser Muskulatur gelegen war und heute noch bei den Schildkröten mit stegalem (stegokrotaphem) Schädeldache liegt; auch hat dieser Processus descendens parietalis mit dem Säugerparietale gemeinsam, daß er, wie dieses, das sekundär vergrößerte Cavum cranii begrenzen hilft, und zwar im Verein mit dem Epipterygoid, welches höchstwahrscheinlich dem aufsteigenden Teile der Ala temporalis mammalium entspricht, welcher gleichfalls dem Parietale verbunden ist. Dieser Processus descendens parietalis entsteht auch ontogenetisch erst sekundär, damit seine phylogenetisch spätere Hinzufügung zu den alten Teilen des Knochens wiederholend. Wenn derselbe nun phylogenetisch erst sekundär hinzugekommen ist (und daran kann nicht der geringste Zweifel sein), so wird man annehmen müssen, daß er nicht sofort in der heute bei den meisten Formen vorliegenden Größe aufgetreten, sondern vielmehr, aus kleinen Anfängen heraus, allmählich zu größerer Entfaltung herangewachsen ist. Es müssen also phylogenetisch Stufen bestanden haben, auf welchen der Fortsatz vergleichsweise klein, d. h. noch klein gewesen ist. So stünde denn theoretisch und rein morphologisch der Annahme, daß da, wo wir heute den Fortsatz in geringer Entfaltung antreffen, eine alte, entsprechend primitive Stufe bewahrt sei, zunächst im allgemeinen nichts entgegen. Im besonderen allerdings muß dennoch die Möglichkeit zugegeben werden, daß es sich in einem solchen Falle bei einer rezenten Form trotzdem um das Produkt einer sekundären Reduktion handeln könnte, also um ein sekundäres Auftreten einer älteren, dermaleinst vorhanden gewesenen Stufe. Diese spezielle Frage wäre in letzter Linie nur zu entscheiden durch die Paläontologie, aber nur durch eine solche, welche, wenigstens in der Hauptsache, lückenlos wäre, welche also wirklich die Genealogie, wenigstens im wesentlichen, schon völlig aufgeklärt hätte. Eine solche lückenlose Paläontologie der Schildkröten fehlt aber heute noch. Die Paläontologie ist bisher nicht in der Lage, eine mit befriedigender Wahrscheinlichkeit zukunftsbeständige Genealogie der einzelnen Schildkrötengruppen aufzustellen; ihr bisheriges Material ist dazu noch viel zu ungenügend. Solange dies noch so ist, die Paläontologie uns noch keinen einigermaßen sicheren und bestimmten Aufschluß über die Genealogie und damit über die wirklich stattgehabten, nicht nur angenommenen historischen Wandlungen in den Formen der Teile des Skelettes gibt, solange erscheint es mir richtig und am besten, mehr die rein morphologische Seite der Frage, wie sie die Prüfung der Ontogenese und die Vergleichung mit niedrigeren Zuständen ergibt, in den Vordergrund der Erwägungen zu rücken, und dann unter den verschiedenen morphologischen Möglichkeiten die einfachste und am nächsten liegende auszuwählen und anzunehmen; und dies scheint mir, im vorliegenden Falle, doch die zu sein, daß in der weniger starken Entwicklung der Processus descendentes ossium parietalium der Cheloniiden ein entsprechend primitives Merkmal erhalten geblieben ist und nicht etwa das Produkt einer schon wieder stattgehabten, sekundären Reduktion vorliegt. Muß es ja doch eine gleiche oder wenigstens ähnliche Stufe, d. h. mit geringer Entfaltung, phylogenetisch in der Aufwärtsentwicklung des Processus gegeben haben, und spricht doch, bei dem zwischen Processus descendens parietalis und Knorpelseitenwand zweifelsohne vorhandenen Wechselverhältnis im Ausbildungsgrade, die tatsächlich heute noch progressive Reduktion der Knorpelseitenwand der hinteren Orbitalregion morphologisch gegen eine gleichzeitige Reduktion des Fortsatzes des Parietales, welcher doch die sich verringernde Primordialwand funktionell ersetzen soll.

Es ist das ganz ähnlich wie mit der Frage nach der Ursprünglichkeit oder dem sekundären Charakter des geschlossenen Schläfenpanzers der stegalen Formen unter den Schildkröten, also der Cheloniiden und der *Dermochelys*. Ich halte immer noch meine frühere (1909, Anatom. Anz., Bd. 35, p. 143) mit Rabl (1903, p. 167, 1910, p. 78 und 138) und Baur (1894/95, p. 316) übereinstimmende Ansicht, daß dieser Schildkrötenschläfenpanzer primär, ursprünglich sei, für berechtigt und vermisse bisher jeden wirklich stichhaltigen und ausschlaggebenden paläontologischen Beweis dafür, daß derselbe sekundär sei und nicht ein durch Fortdauern eines sehr alten,

wenn auch etwas abgeänderten Zustandes gekennzeichnetes Merkmal. Jeder Tag kann uns Schildkröten mit geschlossenem Schläfenpanzer, und zwar auch Landbewohner, aus älteren Formationen liefern als bisher, aus dem Keuper und noch früher. Paläontologisch ist also noch nichts gegen Rabl's und meine Meinung entschieden. Morphologisch aber liegt gewiß kein Grund zur Annahme vor, daß die Geschlossenheit des Schläfenpanzers der stegalen Schildkröten sekundär sei; vor allem nicht in der zugunsten dieser Annahme öfter (auch von Nick, 1912, p. 189) angeführten Tatsache, daß der Panzer bei den Schildkröten durch weniger Knochenelemente zusammengesetzt ist, als es bei den Stegocephalen und Cotylosauriern die Regel ist. Ich sage: die Regel ist; denn schon unter diesen Tieren, schon bei den Stegocephalen gibt es Formen, welche eine Verminderung der Zahl der Schläfenpanzerknochen aufweisen, so z. B. *Diceratosaurus punctolineatus* Cope. Trotzdem nimmt man doch wohl allgemein an, und zwar mit Recht, daß auch bei diesen Formen der Schläfenpanzer noch primär geschlossen ist, nicht erst wieder sekundär. Dann fällt aber das angeführte Argument für die Schildkrötenbeurteilung fort; denn bis zu deren Verhältnissen des geschlossenen Panzers ist dann nur noch ein kleiner Schritt. Solange also nicht die Paläontologie in der Lage ist, endgültig die historische Seite der Frage zu entscheiden, und dazu ist sie noch nicht in der Lage, werden die rein morphologischen Daten den Ausschlag zu geben haben, und die sprechen durchaus nicht gegen Baur, Rabl und mich.

Auch um die Frage des absteigenden Teiles oder der Innenlamelle des Frontales, des sogenannten sekundären Gaumens, u. s. f., steht es ähnlich. Überall erhebt sich die Frage: ist das Fehlen dieser Teile primär, also ursprünglich, oder sekundär, durch Reduktion bedingt? — Ich komme auf alle diese Fragen noch im zweiten Teile der Arbeit zurück.

Wie nun die Dinge bei *Dermochelys* zu beurteilen sind, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden. Bei ihr fehlen die Processus descendentes ganz und die primordiale Seitenwand ist, demgemäß, ganz auffallend vollständig. Es ist möglich, daß bei dieser Form an sekundäre, durch Reduktion der Processus descendentes der Parietalia bedingte Verhältnisse zu denken ist. Irgendwelche Schlüsse gleicher Art etwa auf *Chelone* würden aber dadurch nicht gerechtfertigt: bei dieser liegen, in der geringen Entfaltung ihrer Processus descendentes parietalium, meines Erachtens primitive Verhältnisse vor; und aus solchen sind dann wohl die *Dermochelys*-Verhältnisse durch Reduktion sekundär hervorgegangen.

Nick nimmt (p. 46 und 53) an, daß das Fehlen der Processus descendentes parietalium in *Dermochelys* sekundär, also ein Reduktionsprodukt sei. Demgemäß muß er auch den Knorpelreichtum als sekundär, d. h. wenigstens z. T. als Neubildung betrachten.

Auch hier kann endgültig nur die Paläontologie entscheiden, aber nur eine lückenlos die Genealogie aufdeckende. Dies ist aber meines Erachtens bisher nicht der Fall.

Rein morphologisch betrachtet könnte der Knorpelreichtum eine sehr, sehr alte, außerordentlich primitive Quadrupedenstufe darstellen, welche uns, in *Dermochelys*, bis auf den heutigen Tag erhalten geblieben wäre. Denn einen solchen Knorpelreichtum dürfte der Quadrupedenschädel anfangs noch besessen haben. *Dermochelys* ist allerdings bisher vergleichsweise nur aus sehr jungen Schichten bekannt. Aber ist es schon endgültig ausgemacht, daß das immer so bleiben wird?

Auch das Fehlen der Processus descendentes parietalium könnte, rein morphologisch, ein sehr altes, ursprüngliches Merkmal sein: denn die Processus sind, als Innenlamellen, ja eine phylogenetisch sekundäre Zutat zu den alten Teilen, der Außen- oder Hauptlamelle, des ursprünglichen Hautknochens Parietale. Ist es etwa schon ganz sicher festgestellt, daß die wirklich ältesten Schildkröten, die Ausgangsformen aller anderen, diese Processus schon besessen haben? Ganz gewiß nicht: die wirklich ältesten Schildkröten, die Stammgruppen, sind uns ganz gewiß überhaupt noch nicht bekannt, oder zum mindesten als solche noch nicht erkannt.

Endgültig entschieden ist also noch nichts. Und die Sache steht demnach so: Entweder ist *Dermochelys*, in dem fraglichen Punkte (wie in manchem anderen), nicht nur die primitivste aller bisher bekannter Schild-

kröten, sondern überhaupt als Amniot sehr primitiv, oder sie ist die spezialisierteste aller bekannter Schildkröten und zugleich sekundär stark abgeändeter Amniot überhaupt. Morphologisch wären beide Möglichkeiten denkbar, zulässig und vertretbar; die endgültige Entscheidung kann nur die Paläontologie liefern, meines Erachtens aber nicht mit dem zurzeit vorliegenden Materiale. Rein morphologisch stünde meines Erachtens zurzeit nichts im Wege, *Dermochelys* im allgemeinen für sehr primitiv zu halten. Jedenfalls möchte ich in dem einen hierher gehörigen Punkte, in dem großen Knorpelreichtume der Orbitalgegend des Primordialcraniums, einstweilen wenigstens in der Hauptsache die Bewahrung einer sehr ursprünglichen Stufe erblicken.

5. Processus basipterygoideus. Die erste Erwähnung des Vorkommens von Processus basipterygoidei bei einer Schildkröte, und zwar *Emys*, ist durch mich geschehen (1909, Archiv f. Anat., Suppl., p. 39; und 1910, Anatom. Anz., 36. Bd., p. 54—56). An beiden genannten Stellen bezeichne ich je ein Mal den Processus eines älteren Embryos, bei welchem bereits alle Deckknochen entwickelt waren (Msl = 7,9 mm), als „rudimentär".

Gaupp hat dann (1910, Anat. Hefte), auf Grund meiner Angaben, das Vorkommen von Processus basipterygoidei bei *Emys* und *Podocnemis* nachgeprüft: er fand bei einem jüngeren Embryo von *Podocnemis expansa* einen recht gut ausgebildeten knorpeligen Processus basipterygoideus, bei einer jungen *Emys lutaria* einen breiten plattenförmigen Processus, dagegen bei einem „wesentlich älteren Tiere (Kopflänge 15 mm)" von *Podocnemis* den Processus ganz reduziert.

Gaupp meint nun (l. c., p. 414), es bestehe ein Widerspruch zwischen meiner Angabe eines „rudimentären" Processus bei einem älteren *Emys*-Embryo und seiner eigenen Beobachtung an dem jungen Tiere der gleichen Art, nach welcher bei demselben ein breiter plattenförmiger Processus vorhanden gewesen ist. In Wirklichkeit aber ist gar kein Widerspruch da: in meiner betreffenden Serie ist das, was ich Processus basipterygoideus nenne (Textfig. 15 und 16, p. 122), durchaus nicht groß, auch keine sehr breite Platte, sondern ein umschriebener Vorsprung an einer bestimmten Stelle der von Kunkel später (1912) beschriebenen und modellierten Leiste, welcher zwischen seiner Spitze (oder freien Ende) und dem Pterygoid ein Meniscusknorpel erkennen läßt (Textfig. 16, p. 122), wie ich schon früher (1912 a) angegeben, und dann auch Kunkel (1912) gefunden hat. Ich deute eben nur denjenigen Teil mit Bestimmtheit als Processus basipterygoideus, welcher den genannten Meniscus trägt. Wegen seiner geringen Größe bezeichnete ich denselben als „rudimentär". Wenn nun Gaupp beim jungen Tiere einen stärker entwickelten Processus findet, so ist das kein Widerspruch gegen meine Angabe, sondern würde, die Richtigkeit der Gaupp'schen Deutung vorausgesetzt (ich bin nämlich nicht ganz sicher, ob wir beide genau das gleiche im Auge haben), nur beweisen, daß der Processus von der Stufe des älteren Embryos bis zum jungen Tiere noch wächst, also sehr spät seine Ausbildung erführe.

Im übrigen spricht jetzt Gaupp's eigener Schüler Kunkel bei *Emys* auch nur von einem „rudimentären" Processus basipterygoideus (Anatom. Anz., 1911, Bd. 39, p. 360); in seiner ausführlichen Arbeit (1912 b verwendet er auch für *Emys* sogar die vorher von mir (1912 a, p. 88 und 89) für die Verhältnisse der *Chelone* gebrauchte Bezeichnung „Crista basipterygoidea". Kunkel erwähnt meine Worte aus 1909 und 1910 nicht, aber er bestätigt trotzdem die Richtigkeit meiner Bezeichnungsweise[1]. Die typische Ausgestaltung des Processus basipterygoideus und die Entstehung des ihm vorgelagerten Meniscusknorpels (Textfig. 16, p. 122) erfolgt in *Emys* erst relativ spät. Bei einem Embryo mit 7,75 mm Msl ist von dem Meniscus noch nichts zu sehen und

[1] Nick (1912, p. 106, Anm.) scheint die Entdeckung der Processus basipterygoidei sogar Gaupp zuzuschreiben, wenigstens erwähnt er auch nur dessen Beobachtungen.

Ich glaube, die Entdeckung der Processus basipterygoidei der Schildkröten kommt doch wohl mir zu. Ich habe schon 1909 (a. a. O.), vor Gaupp, ihr Vorhandensein in *Emys* ganz deutlich ausgesprochen, ebenso 1910 (a. a. O.). Wenn ich damals nicht näher darauf eingegangen bin, so geschah es, weil ich mir die nähere Beschreibung für diese Arbeit aufheben wollte. — Übrigens geht aus Gaupp's eigener Darstellung hervor, daß er unmittelbar an meine vorausgegangene, allerdings nur kurze Bemerkung anknüpft.

der Processus basipterygoideus tritt relativ wenig deutlich hervor. Bei dem Embryo mit 7,9 mm Msl finde ich dann die Verhältnisse so vor, wie in der genannten Textfigur abgebildet und oben beschrieben.

Das Verhalten in den beiden genannten Embryonen wird um so interessanter, wenn man erfährt, daß, wie ich unten noch näher ausführen werde, in *Emys* Reste der Schädelpterygoidmuskulatur embryonal vorkommen, d. h. derjenigen Muskulatur, deren Funktion mit dem Basipterygoidgelenke, und damit mit dem knorpeligen Meniscus an der Spitze des Processus basipterygoideus in Zusammenhang steht. Die von mir gefundenen Reste dieser Muskulatur sind nur in der Serie des Embryo mit 7,75 mm Msl, also des jüngeren, vorhanden, in welchem aber noch der Meniscusknorpel fehlt, dagegen nicht mehr in der Serie des älteren Embryos (mit 7,9 mm Msl), in welchem aber der Meniscusknorpel vorhanden ist. Ich kann natürlich bei dem geringen Materiale, welches mir vorliegt, nicht sagen, ob das Regel oder Ausnahme sei. Jedenfalls aber sind in den mir vorliegenden Serien zwei phylogenetisch aufeinander angewiesen gewesene Organe, welche aber rudimentär geworden und außer Funktion gesetzt sind, ontogenetisch nicht gleichzeitig, sondern zu verschiedenen Zeiten, nacheinander, vorhanden. Dies erscheint mir von Interesse für die allgemeine Frage nach der ontogenetischen Entstehungsweise rudimentär gewordener Organe. Doch sei darauf hier nicht weiter eingegangen.

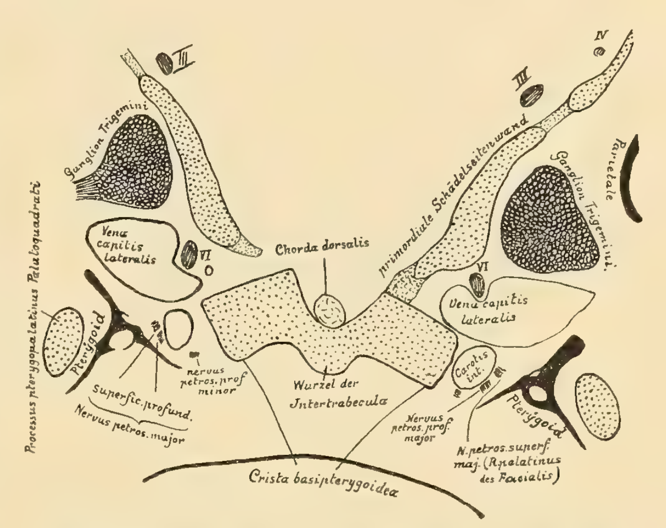
Textfig. 15, 16 und 17. 3 Schnitte aus der Serie eines älteren Embryos (mit 7,9 mm Msl) der *Emys europaea* s. *lutaria*: 16 im Bereiche des von der Wurzel der Trabecula entspringenden Processus basipterygoideus und des diesem vorgelagerten knorpeligen Meniscus, unmittelbar vor der äußeren (vorderen) Öffnung des Abducenskanales; im Bereiche des caudalen Teiles der Hypophyse. 15 durch das vordere Ende des Processus basipterygoideus im Bereiche der Hypophyse und Carotidencommissur; 17 durch das Parasphenoid (*Psp*); die Schnitte folgen in der Reihe 16, 15, 17 in orocaudaler Richtung aufeinander, derart, daß zwischen je zweien von ihnen in der Serie noch einige Schnitte liegen (z. B. zwischen 15 und 17 liegen 7 Schnitte von je 45 μ Dicke). Zur Demonstration des Processus basipterygoideus und seines Verhältnisses zum Pterygoid, des Cavum epiptericum, des Verhältnisses des Os pterygoides zum Processus basipterygoideus, der Trabecula und dem Nervus palatinus (*n.p.*) des Facialis. *Ang.* = Angulare. *art* = Arterie. *Ept* = Processus epipterygoideus (ascendens) des Processus pterygopalatinus Palatoquadrati. *Hy* = Hypophyse. *M. Kn.* = Meckel'scher Knorpel. *m. pt.* = Musculus pterygoideus. *m. r. l. o.* = Musculus rectus lateralis oculi. *n. p.* = Nervus palatinus des Facialis. *P* = Parietale. *Pfr* = Postfrontale. *Pop* = Postoperculare (Goniale). *Psp* = Parasphenoid. *Pt* = Pterygoid. *S. ang.* = Supraangulare. *Trb* = Trabecula. *v. c. l.* = Vena capitis lateralis. *III* = Nervus Oculomotorius. *IV* = Nervus trochlearis. *V* = Nervus trigeminus. V_1 = Ramus primus des Nervus trigeminus. *VI* = Nervus abducens.

Auch der Kanal zwischen Unterseite des Processus basipterygoideus und Pterygoid, in welchem der Ramus palatinus des Facialis liegt, entsteht erst relativ spät und liegt anfangs nur zwischen Pterygoid einerseits und vorderstem Ende der Wurzel des Processus basipterygoideus und den nach vorn anschließenden Teilen der Trabecula andererseits (vergl. Textfig. 16, 15 und 17, p. 122, in der hier genannten Reihenfolge, d. h. in der Serie in orocaudaler Richtung). Daher habe ich auch früher einmal (1909 b und 1910 a) gesagt, der Kanal

liege im ganzen vor dem rudimentären Processus basipterygoideus. Das bezog sich eben auf die älteste mir vorliegende Embryonalstufe (Embryo mit 7,9 mm Msl), und nur auf diese; nicht auch aufs fertige Tier. Trotzdem kann es meines Erachtens kein Zweifel sein, daß dieser Kanal dem Canalis pterygoideus s. Vidianus der Mammalia homolog ist, wie ich es schon früher (a. a. O.) behauptet habe, und wovon mich auch Gaupp nicht abbringen kann (s. Gaupp, 1910, Anatom. Hefte, Arbeit über das Pterygoid).

Nick (1912) ist nicht ganz sicher, ob er eine bei *Chelydra* embryonal vorkommende, „zur lateralen, unter der Ohrkapsel gelegenen Partie der Basalplatte gehörige kurze Knorpelleiste" als Reste eines früheren Processus basipterygoideus deuten soll; für *Chelone (midas)* hebt er das Fehlen solcher Fortsätze hervor.

Ich möchte dazu folgendes bemerken: Nach meiner Ansicht hat man vor allen Dingen die Lage eventuell für die Deutung als Reste von Processus basipterygoidei in Betracht gezogener Teile ins Auge zu fassen und zu berücksichtigen, daß da, wo wir unter den Reptilien den Processus in typischer Ausbildung antreffen, wie bei *Hatteria* und Sauriern, derselbe dort an der Schädelwand wurzelt, wo die vordere seitliche Ecke der Basalplatte in die Trabecula übergeht, also im Bereiche der äußeren Öffnung des Abducenskanales, und zwar so, daß sich die Wurzel des Fortsatzes noch nach vorn von der Ebene des genannten Loches auf die Trabecula erstreckt, in deren Seitenrand übergehend. Deshalb beziehe ich auch bei den Schildkröten nur solche Teile auf einen Processus basipterygoideus, welche in der genannten Gegend, also vor allem im Bereiche des Abducenskanales, bezw. in der Nachbarschaft seiner äußeren Öffnung, gelegen sind. Dies ist nun mit dem von mir als Processus basipterygoideus des älteren *Emys*-Embryos angesprochenen Teile der Fall: er liegt im Bereiche des Abducenskanales und geht nach vorn zu in den Seitenrand der Trabecula über; diesem Teile liegt auch der, schon 1912 (a) von mir erwähnte, in meinem Präparate vollständig selbständige Meniscusknorpel an, zwischen sein freies Ende und das Pterygoid eingeschoben (Fig. 15—17, p. 122)[1].



Textfig. 18. Schnitt durch die Basis cranii des Modellembryos (Msl = 15.5 mm) im Bereiche der Crista basipterygoidea und der (caudalen) Wurzel der Intertrabecula. *III* = Oculomotorius. *IV* = Trochlearis. *VI* = Abducens.

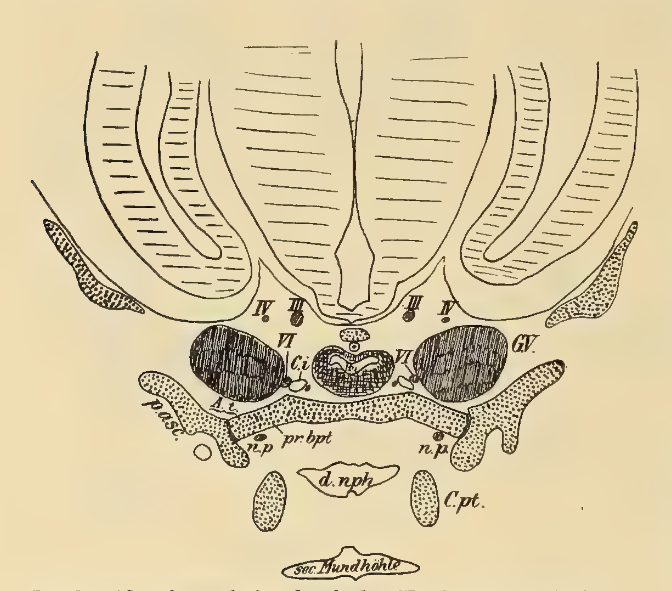
Für *Chelone imbricata* habe ich nun bereits früher (1912 a) angegeben und auch bildlich dargestellt, daß sich auf gewisser Stufe, und zwar bei Embryonen aus der früheren Zeit des Knorpelstadiums des Primordialskelettes (bei Embryonen mit 10,7 mm Msl), an ähnlicher Stelle eine seitlich deutlich vorspringende Leiste befindet (Textfig. 10 u. 14, p. 100 u. 103), welche hinten etwa im Bereiche der vorderen Öffnung des Abducenskanales beginnt und sich nach vorn in den Seitenrand der Trabecula fortsetzt. Der Lage nach stimmt diese Leiste also mit der Wurzel eines typischen Processus basipterygoideus soweit durchaus überein, daß man in derselben wohl ohne Bedenken einen Rest des Processus erblicken kann; ich habe sie daher Crista basipterygoidea genannt, eine Bezeichnung, welcher sich, wie gesagt, dann auch Kunkel bei *Emys* (1912 b) bedient hat.

Bei älteren Embryonen von *Chelone*, beispielsweise bei dem Embryo des Modelles, ist die Leiste kaum mehr wieder zu erkennen: an ihrer Stelle befindet sich eine dicke Knorpelmasse (Textfig. 18, p. 123), an welcher man nicht den Charakter als Rest des Processus basipterygoideus auffinden würde. Es findet also bei *Chelone* noch während der Embryonalzeit eine Rückbildung, oder, vielleicht besser, Umbildung der ursprünglich deutlich erkennbaren Spuren oder Reste des Processus statt.

[1] Das Vorhandensein dieses Menicusknorpels habe ich bereits in 1912 a (Verhandl. der anat. Gesellsch.) angegeben, also noch vor Kunkel, welcher dasselbe in seiner Arbeit 1912 b ebenfalls angibt und wohl auch unabhängig von mir gefunden hat.

Auf alle Fälle ist das sicher, daß bei manchen rezenten Schildkröten noch mehr oder weniger deutlich entwickelte Processus basipterygoidei, oder Reste von solchen, vorkommen.

Da nun Processus basipterygoidei schon bei Ganoiden vorkommen (von Veit [1907], in Übereinstimmung mit Parker, bei *Lepidosteus* nachgewiesen und phylogenetisch auf den Orbitalboden am Cranium der Selachier zurückgeführt), außerdem neuerdings durch v. Huene (1912) bei einem Stegocephalen, nämlich *Eryops*, nachgewiesen sind, so schließe ich mich der Ansicht Gaupp's (1902, Anatom. Hefte, 19. Bd.) an, daß die Basipterygoidfortsätze eine sehr alte und für die Amnioten jedenfalls auch ursprüngliche Einrichtung sind, so daß, wo sie bei den Amnioten fehlen, dies als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen ist, hervorgerufen durch Verlust der Fortsätze. In der Tat sind sie nun bei Amnioten in weiter Verbreitung nachgewiesen; und auch bei den Säugern noch sind sie vorhanden (Textfig. 19, p. 124, pr. bpt.): in den Processus alares oder den sogenannten medialen Wurzeln der Alae temporales (Fuchs, 1908 c; Voit, 1909; Fuchs, 1910, Anatom. Anz., 36. Bd., p. 39; 1912 a), welche Gaupp früher (1902, p. 160—165) zur medianen Knorpelmasse an der Basis der Orbitalregion rechnete und nicht zur Ala temporalis. Unter letzterer verstand damals Gaupp nur den sogenannten „aufsteigenden Teil" der Ala, und diesen leitete er von dem Processus basipterygoideus ab. Dementgegen habe ich schon früher (1910, a. a. O.) ausgesprochen und neuerdings (1912 a) eingehend zu begründen versucht, daß der aufsteigende Teil der Ala temporalis der Säuger nichts mit dem Processus basipterygoideus zu tun hat, sondern der Columella oder dem Epipterygoid (Processus ascendens s. epipterygoideus Palatoquadrati) der Reptilien entspricht, der Processus basipterygoideus der letzteren dagegen in dem Processus alaris der Säuger, also der medialen Wurzel der Ala temporalis, sein Homologon hat.



Textfig. 19. Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryos von $3\frac{1}{6}$ cm Scheitelsteißlänge und $1\frac{1}{2}$ cm Msl, im Bereiche des Cavum epiptericum. Zur Demonstration des Processus basipterygoideus (*pr. bpt.*) s. alaris, der Ala temporalis (*A. t.*) und der Cartilago pterygoidea (*C. pt.*). *A. t.* = Ala temporalis. *C. i.* = Carotis interna. *C. pt.* = Cartilago pterygoidea. *d. nph.* = Ductus nasopharyngeus. *G. V.* = Ganglion Trigimini. *n. p.* = Ramus palatinus des Facialis. *pr. asc.* = Pars ascendens der Ala temporalis. *pr. bpt.* = Processus basipterygoideus (s. alaris).

Die Frage, ob die Processus basipterygoidei bereits von den Fischen her auf die Vorfahren der Reptilien übertragen worden sind, will ich hier nicht erörtern. Doch dünkt mir die Richtigkeit einer eventuellen derartigen Annahme wenig wahrscheinlich, und zwar wegen des offenbaren Zusammenhanges der Entstehung der Processus mit der Entstehung des Septum interorbitale (Gaupp, a. a. O., p. 219 und 220) und meiner Meinung, daß das Septum interorbitale der in Betracht kommenden Fische und dasjenige der betreffenden Quadrupeden unabhängig voneinander entstanden sind. Wie ich in der Ausbildung eines Interorbitalseptums nur eine Konvergenzerscheinung zwischen den genannten Gruppen erblicken kann (worüber ich ja weiter oben schon gesprochen habe), so tue ich es natürlich dann auch in der mit der Septumbildung einhergehenden und abhängig von dieser erfolgten Entstehung der Processus basipterygoidei.

Wichtig ist nun, daß der Processus basipterygoideus in Beziehung steht zu einer beweglichen Verbindung mit dem Pterygoid oder sogar zu einem richtigen Gelenke, dem Basipterygoidgelenke, welches von dem Fortsatze mit dem Pterygoid gebildet wird und manchmal (*Hatteria*, Lacertilier) sogar durch einen knorpeligen Gelenkmeniscus ausgezeichnet ist, welcher nach Gaupp (1891) vom Palatoquadratum stammt und „den „Processus basalis" des Amphibienquadratums repräsentiert" (1902, p. 216). Dieses Gelenk steht im Dienste von

Bewegungen im Schädel und ist ebenfalls eine sehr alte Einrichtung, welche „auf die Verbindung des Processus basalis palatoquadrati mit der Schädelbasis bei niederen Vertebraten zurückzuführen ist“ (Gaupp, 1905/06, p. 767). Auch die Vorfahren der Schildkröten haben dieses Gelenk wohl besessen, wie am besten aus der noch heute bei *Emys* gegebenen Anwesenheit des meniscusartigen Knorpels zwischen dem rudimentären Processus basipterygoideus und dem Pterygoid zu ersehen ist. Also müssen auch bei den Schildkrötenvorfahren Bewegungen im Schädel möglich gewesen sein und stattgefunden haben; der Schädel ist kinetisch gewesen, im Sinne des Versluys. Auch für die (näheren oder bloß die entfernteren?) Vorfahren der Säuger gilt dies, wie man wohl schon aus der Anwesenheit von Processus basipterygoidei noch bei den heutigen Säugern schließen darf. Aber in beiden Gruppen sind, im Laufe der Zeiten, die Gelenke aufgelöst worden und, mit den in ihnen ehemals stattgehabten Bewegungen, gänzlich verloren gegangen. Der Schädel der Schildkröten ist heute in sich ganz unbeweglich und starr; ebenso, wenn man von den (ja auch nur geringen) Bewegungen des Incus, als welche wohl ein letzter Rest jener allgemeinen, durch ein Basipterygoidgelenk vermittelten Bewegungen sind, absieht, der Schädel der Säugetiere.

Aus dem Gesagten folgt, daß in engstem Zusammenhange mit der Frage der Bedeutung der Processus basipterygoidei und Basipterygoidgelenke ein weiteres, viel umstrittenes Problem steht: das Problem der Streptostylie und Monimostylie (Stannius, 1856).

Ich will hier kurz meine jetzige Stellung zu diesem Probleme darlegen, einmal: weil ich glaube, daß frühere Ausführungen von mir über diesen Gegenstand (1909, Anat. Anz., Bd. 35, p. 153—167) doch nicht in allem ganz richtig aufgefaßt worden sind, und daß dieselben sich teilweise ohne jeglichen Zwang und Schwierigkeit mit Ansichten Fürbringer's, welchen Gaupp und vielfach auch Versluys im allgemeinen beipflichten, in Einklang zu bringen sind, ja von vornherein mit solchen in Einklang stehen; zweitens und vor allem aber: weil ich wirklich einiges von früher abzuändern für nötig halte.

In neuerer Zeit haben sich zu unserem Probleme vor allem Fürbringer (1900, 1904), Gaupp (an verschiedenen, z. T. noch anzuführenden Stellen), Gadow (1902), Versluys (1910, 1911, 1912), ich selbst (am angeführten Orte) geäußert.

Stannius' Definition ist bekannt[1]: Er hat die Begriffe „Streptostylica“ und „Monimostylica“ für die ihm bekannten lebenden Reptilien geschaffen und nur für diese verwendet; und zwar auf Grund des Verhaltens des Quadratbeines: wo er dieses mit dem Schädel beweglich und gelenkig verbunden fand, sprach er von Streptostylie, wo unbeweglich, von Monimostylie. Bei den Streptostylica sei meistens auch der knöcherne Gaumen verschiebbar, bei den Monimostylica dagegen stets unverschiebbar. Stannius' Streptostylica waren die Lacertilier (Sauria) und Schlangen, seine Monimostylica die Krokodile und Schildkröten. — Im Vordergrund der Stannius'schen Definition steht also das Verhalten des Quadratbeins und seine gelenkige oder gelenkartige Verbindung am Schädel, besonders auch mit dem Squamosum.

Fürbringer (1900, p. 599—605; 1904, Teil 1, p. 582—588) sagt, die primitivsten Gnathostomen — Selachier, Ganoiden, Teleostier — seien in überwiegender Mehrzahl „Streptostyliker“, und stützt, u. a., darauf seine Ansicht, daß die „Streptostylie“ das Ursprüngliche gewesen sei. Es ist klar, daß hier Fürbringer unter „Streptostylie“ etwas anderes versteht als Stannius; denn bei ihm handelt es sich nicht nur, wie beim Stannius, um das Quadratbein, und dessen gelenkige Verbindung am Schädel, sondern um das Palato-

[1] Stannius sagt auf p. 45: „Die Streptostylica sind vorzüglich durch die verschiebbare Verbindung ihres Suspensorium mit der Schedelkapsel ausgezeichnet; bei den meisten ist zugleich der knöcherne Gaumenapparat in verschiedenem Grade verschiebbar. Ein tiefer, den Oberkiefer bis zum Suspensorium hin fortsetzender solider Jochbogen fehlt in diesem Falle. Bei den Monimostylica ist dagegen das Suspensorium völlig unbeweglich mit der Schedelkapsel verbunden; zugleich ist der Gaumenapparat immer unverschiebbar unter der Schedelkapsel fixiert. Ein tiefer, den Oberkiefer bis zum unteren Ende des Suspensorium fortsetzender Jochbogen ist meistens, wenn schon nicht ausnahmslos, vorhanden. — Eine andere gemeinsame Eigentümlichkeit der Streptostylica besteht in dem Besitze paariger Ossa vomeris und ihnen angeschlossener paariger Knochen, welche als Conchae bezeichnet sind.“

quadratum und seine bewegliche Festheftung; Fürbringer hat also des Stannius' Begriff wesentlich erweitert.

Ich selbst habe mich (1909, a. a. O.), mit Rücksicht auf die Verhältnisse bei den Selachiern, dahin ausgesprochen, daß das Palatoquadratum primär beweglich gewesen und seine Unbeweglichkeit (wie sie z. B. bei den rezenten Dipnoërn besteht) ein sekundärer Zustand sei. Danach darf ich wohl sagen, daß ich in diesem wichtigen Punkte, welcher, als Ausgangspunkt des ganzen in Rede stehenden Problems, nach meiner Ansicht als der wichtigste erscheint, durchaus mit Fürbringer übereinstimme; und wohl auch mit Gaupp und Versluys. Von Fürbringer unterscheide ich mich nur dadurch, daß ich den beweglichen Zustand des Palatoquadratums nicht Streptostylie genannt habe, den unbeweglichen nicht Monimostylie, und zwar deswegen nicht, weil ich diese Bezeichnungen, im Stannius'schen Sinne, auf die Quadratbeine, also Teile der Palatoquadrata, beschränkte. Versluys hat nun inzwischen (1910) gezeigt, daß man damit nicht auskommt; und zwar weil im Schädel Bewegungen möglich sind, welche die Quadratbeine nicht im Vordergrunde stehend erscheinen lassen. Aber, von der Bezeichnungsweise abgesehen, stimme ich und stimmte ich auch 1909 a, in der Sache, mit Fürbringer durchaus überein.

Ich habe dann weiterhin die Frage geprüft (1909 a, p. 166—167), ob die unmittelbaren fischartigen Vorfahren der Landwirbeltiere noch ein mit dem Neurocranium nicht verwachsenes, sondern demselben beweglich verbundenes Palatoquadratum gehabt und dasselbe auf die ersten Landwirbeltiere übertragen hätten, so daß dieser Zustand, welcher bei den Gymnophionen und den Embryonen aller Amnioten wiederkehrt, für alle Landwirbeltiere ursprünglich sei, und die Bejahung dieser Frage als einfacher und mir sympathischer bezeichnet als die entgegengesetzte Annahme. Dieserhalb habe ich zugleich darauf hingewiesen, daß man dann, bei Ableitung der ersten Landwirbeltiere von dipnoërartigen Formen, annehmen müsse, es habe einmal alte, ursprüngliche Dipnoërformen gegeben, bei welchen das Palatoquadratum noch nicht, wie bei den rezenten Formen, mit dem Neurocranium unbeweglich verbunden gewesen sei, sondern beweglich.

Auch in diesem zweiten wichtigen Punkte, der direkten Übertragung des beweglichen Zustandes des Palatoquadratums auf die ersten Landwirbeltiere, habe ich mich im wesentlichen doch auf Fürbringer's Standpunkt gestellt, welchen auch Gaupp vertritt (vergl. z. B. 1910, Anat. Hefte, 42. Band, p. 409), und welcher, wenn ich recht verstehe, auch Versluys' Ansicht entspricht (so sagt z. B. Versluys 1910/11, p. 501: „So viel scheint aber sicher, daß die ursprünglich bei der großen Mehrheit der Fische vorhandene Beweglichkeit des Palatoquadratums gegen den übrigen Schädel in der Reihe der von den Fischen zu den Sauropsiden führenden Formen wohl modifiziert, aber nie ganz aufgehoben wurde.“ — Man vergl. weiter hierzu Versluys' Bemerkungen in: 1912, p. 600—605, besonders p. 601).

So weit also finde ich, daß meine Ansichten von 1909 durchaus mit Fürbringer's Anschauungen in Einklang stehen. Und was die Annahme betrifft, daß es einmal alte, primitive Dipnoër gegeben habe, welche noch nicht, wie die rezenten, das Palatoquadratum mit dem Neurocranium fest verschmolzen, sondern beweglich verbunden gehabt hätten, so ist dies zwar gewiß reine Hypothese, aber, wie ich glaube, eine nicht allzu gewagte, berechtigte Hypothese, und zwar auf Grund der Entwicklungsgeschichte der rezenten Formen, welche doch wohl, wie beispielsweise aus Sewertnoff's Untersuchungen an *Ceratodus* (1902, Anat. Anz.) hervorgeht, lehrt, daß die feste Verbindung mit dem Neurocranium ontogenetisch sekundär erfolgt. Es wären dies also Formen gewesen, welche am Palatoquadratum, außer dem Processus pterygopalatinus, wohl auch die drei anderen bekannten, auch bei Amphibien, namentlich den Urodelen, wiederkehrenden Fortsätze, den Processus ascendens, oticus und basalis, bereits besessen, mit dem Neurocranium aber noch nicht fest und unbeweglich, sondern nur locker und beweglich verbunden gehabt hätten.

Wenn ich nun trotzdem (1909 a) die bisher bekannten Stegocephalen, also die ältesten Landwirbeltiere bis jetzt, als monimostyl bezeichnet habe, so geschah dies deswegen, weil ich damals die Meinung hatte, daß

in der Phylogenese der Quadrupeden zwischen den Zustand mit beweglichem Palatoquadratum am Schädel und denjenigen mit der gelenkig-beweglichen Verbindung des Quadratbeines am Schädel in der Tat Zwischenzustände mit verminderter oder sogar vorübergehend ganz aufgehobener Beweglichkeit eingeschoben gewesen sein konnten. Ein derartiger Zwischenzustand dachte ich mir bei den bis jetzt bekannten Stegocephalen, welche also danach, in dieser Hinsicht, nicht mehr die ursprünglichsten wären, gegeben, und zwar vor allem durch die Einkeilung des Quadratbeines, bezw. der Pars quadrata Palatoquadrati, zwischen die Deckknochen des geschlossenen Kopfpanzers; kurz durch die von mir sogen. sympektische Form der Monimostylie. Außerdem aber beschränkte ich die Bezeichnung „Streptostylie", wie oben angegeben, auf die Beweglichkeit des Quadratbeines, während bei den Stegocephalen sicher noch ein Palatoquadratum vorlag.

Unmöglich ist jedenfalls eine derartige Vorstellung doch wohl nicht; denn es brauchten in den Zwischenzeiten vorübergehend verminderter oder selbst ganz aufgehobener Beweglichkeit die das Palatoquadratum zuvor bewegenden Muskeln durchaus nicht zugrunde zu gehen. Sie konnten immer noch, durch Stützen und Halten, genug Funktion zu erfüllen haben, um erhalten zu werden. Wenn ich Fürbringer's Worte recht verstehe, so entferne ich mich auch hier kaum oder wenigstens nicht sehr weit von seinen Anschauungen. Fürbringer sagt (1900, p. 599): „Solange, trotz sonstiger Fixation durch die Temporalbogen, das dorsale Ende des Quadratums noch eine diarthrotische Verbindung mit dem Schädel darbietet, ist die Wiederherstellung der einstigen Streptostylie unter Rückbildung jener Temporalbogen möglich." Auch ich habe bekanntlich das Auftreten der typischen Streptostylie des Quadratbeines in Zusammenhang gebracht mit der Reduktion des Kopfpanzers und der Schläfenbögen. Ich stimme also auch hier eigentlich ganz gut mit Fürbringer überein.

Immerhin muß ich, bei nochmaliger Prüfung der ganzen Sachlage, zugeben, daß ich bezüglich des zuletzt besprochenen Punktes, der Einschiebung von unbeweglichen, monimostylen Zuständen, doch in manchen Fällen und Einzelheiten zu weit gegangen bin. Dies beruht darauf, daß ich die Bewegungen der Gaumenknochen und mit diesen zusammenhängender weiterer Teile nur bei den Vögeln berücksichtigt, dagegen bei den anderen Formen außer acht gelassen habe; welches von Versluys mit Recht getadelt wird. Daß dabei Versluys vielfach doch wohl zu weit gegangen ist, will ich jetzt nicht mehr berühren und unsere Polemik übergehen.

Versluys also hat die von mir nicht genügend beachteten Bewegungen im Gesamtschädel auf breitester Grundlage studiert und verwertet, dadurch unser Problem außerordentlich gefördert, und in einer Weise zu lösen versucht, welcher ich mich im wesentlichen anschließen kann.

Versluys hat gezeigt, daß man mit den Stannius'schen Begriffen „Streptostylie" und „Monimostylie" nicht auskommt, weil dieselben zu eng gefaßt sind. Man darf sich nicht auf die von Stannius in den Vordergrund gestellten Bewegungen, als etwa das allein Wichtige bechränken; Versluys erscheint vielmehr als „das Wesentliche, auch in phylogenetischer Beziehung, nicht die Beweglichkeit der Quadratbeine, sondern überhaupt, ob im Schädel Verschiebungen und Bewegungen verschiedener Abschnitte gegeneinander stattfinden können oder nicht" (1900, Zoolog. Jahrb., Bd. 30). Vor allem kommen dabei die Bewegungen des Gaumens und noch anderer, mit diesem zusammenhängender Abschnitte des Schädels in Betracht. Schädel, an welchen solche Bewegungen irgendwelcher Art stattfinden, nennt Versluys kinetisch, die anderen, ganz starren Schädel akinetisch. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß kinetisch im Versluys'schen Sinne und streptostyl im Stannius'schen Sinne nicht identische Begriffe sind; wenn selbstverständlich auch ein streptostyler Schädel stets kinetisch ist; aber nicht jeder kinetische Schädel ist auch im Stannius'schen Sinne streptostyl.

Die Bewegungen in den kinetischen Schädeln werden durch Muskeln (Schädelpterygoidmuskeln) hervorgerufen, welche am Hirnschädel entspringen und entweder an den Quadrata (Palatoquadrata) oder den Pterygoiden ansetzen, und sind bei den Landwirbeltieren nur dadurch möglich, daß eben der ganze Schädel ge-

gliedert ist in zwei gegeneinander bewegliche Abschnitte. Es besteht, wie Versluys am Eidechsenschädel erläutert, „der Schädel ... typisch aus zwei Abschnitten, welche nirgends fest miteinander verbunden sind: erstens aus einem kleinen hinteren und inneren occipitalen Abschnitte, bestehend aus den Occipitalia mit den Processus parotici, den Ohrkapseln und dem Basisphenoid mit dem Rostrum sphenoidale, und zweitens: aus einem größeren, vorderen und äußeren Abschnitte, dem maxillaren Abschnitte, umfassend das ganze aus Deckknochen bestehende Schädeldach, die Nasenkapseln, Oberkiefer, Gaumen und Quadratbeine" (1910/11, p. 494). Indem nun die genannte Muskulatur sich verkürzt, zieht sie (zum mindesten ein Teil von ihr)[1] an den Quadrata unmittelbar oder mittelbar, durch die Pterygoide, in der Richtung nach vorn zu; dadurch wird ein Druck auf die den Pterygoiden angeschlossenen Palatina, und durch diese wieder ein solcher auf die übrigen Teile des maxillaren Abschnittes ausgeübt: der maxillare Abschnitt wird gehoben. Dabei spielen die Basipterygoidgelenke eine wichtige Rolle.

Je nach der Stelle nun, an welcher sich die Biegungslinie für die Bewegungen der beiden genannten Schädelabschnitte gegeneinander befindet, unterscheidet Versluys zwei Hauptformen des kinetischen Schädeltypus: 1. den metakinetischen, 2. den mesokinetischen Typus.

Bei dem metakinetischen Typus setzt sich die, im Anschlusse an die Hebung des Oberkiefers stattfindende Hebung des Schädeldaches weit nach hinten fort; die Biegungslinie, also Bewegungsachse, liegt weit hinten, zwischen Parietalia und Supraoccipitale. Auch die Frontalia und Parietalia werden hier gehoben. Dies ist typisch für die Eidechsen.

Bei dem mesokinetischen Typus liegt die Biegungslinie weiter vorn, also näher der Mitte des Schädeldaches, zwischen oder nach vorn von den Augenhöhlen. So ist's bei den Vögeln.

Der metakinetische Typus kommt nun aber in zwei Formen vor: einer ursprünglichen und einer sekundär abgeänderten.

Die ursprüngliche ist folgendermaßen gekennzeichnet: Quadratum, Pterygoid und Epipterygoid sind fest und unbeweglich miteinander verbunden. Es ist ferner diese Pterygoquadratbrücke fest und unbeweglich mit den Deckknochen des Schläfendaches (vor allem dem Squamosum und Quadratojugale) verbunden, und ebenso, nach vorn, mit der Nasenregion; und diese hinwiederum fest und unbeweglich mit dem nach hinten gelegenen Schädeldache. Dieser ganze Knochenkomplex nun (maxillarer Abschnitt) ist nur in ganz geringer Ausdehnung mit dem occipitalen Abschnitte oder Segment (der Hirnkapsel), und zwar beweglich, verbunden: an der Basis durch die Pterygoide und vermittelst der Basipterygoidgelenke mit den Processus basipterygoidei; dorsal im Bereiche der hinteren Biegungslinie, zwischen den Parietalia und dem Supraoccipitale; seitlich zwischen Quadratum und Processus paroticus.

Die abgeänderte sekundäre Form findet sich bei modernen Eidechsen vor, bei welchen eben, nach dem Verluste eines großen Teiles des Schläfenpanzers, eine lockere Verbindung der Quadrata mit den Pterygoidea und den Deckknochen des Schädeldaches (vor allem den Squamosa) ermöglicht wurde und hinzugekommen ist, sowie eine gelenkige Verbindung des Epipterygoides mit dem Pterygoid. Die Quadratbeine sind also selbständig beweglich geworden. Es handelt sich aber doch immer nur um passive Mitbewegungen der Quadratbeine, da die bewegende Muskulatur an den Pterygoiden ansetzt und diese in Bewegung setzt, so zwar, daß die Quadrata mitfolgen müssen.

Der primitive, unveränderte metakinetische Typus ist der ursprüngliche Zustand des Sauropsidenschädels, der mesokinetische von demselben abzuleiten. Amphikinetisch werden solche Schädel genannt, an welchen die beiden Biegungslinien gleichzeitig vorhanden sind (z. B. der Schädel mancher Eidechsen); es sind Übergangsformen zwischen dem meta- und mesokinetischen Typus.

---

[1] Das Nähere über diese Muskulatur siehe bei Versluys, 1912, p. 596—600. Dort Angaben über eine Zerlegung der Muskulatur in einen Protactor Pterygoidei und einen Antagonisten desselben.

Versluys weist nach, daß für die Sauropsiden der kinetische Schädeltypus der ursprüngliche ist, nicht der akinetische; das beweisen Alter und Ursprünglichkeit gewisser im Dienste dieser Bewegungen stehenden Einrichtungen (der Basipterygoidgelenke, der Muskeln, welche in den kinetischen Schädeln die Bewegungen hervorrufen).

Versluys (1912) zieht bei diesen Erwägungen auch die fossilen Formen ausgiebig in Betracht, vor allem auch die primitiven Cotylosaurier, Diaptosaurier und Pelycosaurier. *Labidosaurus* hat wohl sicher einen metakinetischen Schädel gehabt, und zwar die ursprüngliche Form desselben, die primitiven Formen *Pariotichus* und *Procolophon* höchst wahrscheinlich (nur wegen der Unvollständigkeit des Materiales noch nicht ganz sicher). Der metakinetische Schädeltypus ist also die Ausgangsform gewesen für alle Schädeltypen der Sauropsiden, insbesondere seine bei Cotylosauriern und Diaptosauriern vorliegende Form. Aber diesen ursprünglichen metakinetischen Typus darf man, wie Versluys ausdrücklich hervorhebt, nicht streptostyl nennen, „weil die Quadratbeine unbeweglich mit den Deckknochen des Schädels verbunden" waren (1910/11, p. 502); ein Punkt, in welchem sich ohne jeglichen Zwang Übereinstimmung zwischen Versluys und mir ergibt. Und jetzt stimme ich auch folgenden Worten Versluys' zu: „Der Schädel der Stammformen der Sauropsiden war weder monimostyl noch streptostyl, er war kinetisch, und zwar, soweit ersichtlich, metakinetisch" (1910/11, p. 502).

Aus diesem primär kinetischen Schädeltypus der Sauropsiden haben sich sowohl der akinetische und typisch monimostyle, wie der typisch streptostyle Schädel erst sekundär entwickelt; der streptostyle durch Ausbildung einer gelenkig-beweglichen Verbindung zwischen Quadratbein und Squamosum (einige Dinosaurier, Vögel, Eidechsen, Schlangen).

Wann der metakinetische Schädeltypus sich in seinen Grundzügen zuerst ausgebildet hat, „ob schon bei den Fischen, oder bei den ältesten Tetrapoden, oder erst, spätestens, bei den Stammformen der Sauropsiden", ist nach Versluys noch nicht möglich zu sagen. Doch scheint ihm sicher, „daß die ursprünglich bei der großen Mehrheit der Fische vorhandene Beweglichkeit des Palatoquadratums gegen den übrigen Schädel in der Reihe der von den Fischen zu den Sauropsiden führenden Formen wohl modifiziert, aber nie ganz aufgehoben wurde und schließlich die Ausbildung des metakinetischen Schädels ermöglichte, wie wir ihn bei den primitiveren Reptilien, Cotylosauriern und Diaptosauriern, finden" (1910/11, p. 501).

Nachdem ich mich, wie oben bereits betont, schon 1909 dahin ausgesprochen habe, daß die Beweglichkeit des Palatoquadratums bei den gnathostomen Fischen ein ursprünglicher Zustand und dieser direkt auf die ältesten Landwirbeltiere übertragen worden sei, kann ich mich jetzt ohne weiteres auch den soeben, ganz kurz und summarisch wiedergegebenen Ansichten Versluys' anschließen, mit dem Bemerken, daß es dann schon unter den stegocephalen Formen mit kinetischem Schädeltypus gegeben haben muß; denn streptostyl war der Schädel dieser Formen gewiß nicht, da das Quadratbein oder die Pars quadrata Palatoquadrati fest zwischen die Deckknochen des Schädelpanzers eingekeilt gewesen sein dürfte. Sollen also die Bewegungen des Palatoquadratums in der Reihe zwischen den Fischen und den Stammformen der Sauropsiden nie ganz aufgehoben gewesen sein, so muß es wohl Stegocephalen mit kinetischem (vielleicht schon mit dem ursprünglichen metakinetischen) Schädel gegeben haben. Darauf weist auch der bereits erwähnte, von Huene (a. a. O.) erhobene Befund von Processus basipterygoidei bei *Eryops* hin.

Ich teile also mit Versluys die Ansicht, daß innerhalb der Quadrupeden ein kinetischer Schädeltypus das Ursprüngliche gewesen ist, und daß daraus erst sekundär sowohl der monimostyle (akinetische) wie auch der streptostyle Typus entstanden sind.

Phylogenetisch könnte man sich also, unter Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte der rezenten Formen, die Sache etwa so vorstellen, wobei ich als mutmaßliche Vorfahren der Quadrupeden dipnoërartige Formen annehmen will[1]: Das bewegliche Palatoquadratum der primitiveren Gnathostomen wurde auf die ältesten

[1] Auch Versluys denkt für die Ableitung der Quadrupeden von Fischen in erster Linie an eine, bezüglich mancher Schädelverhältnisse, *Ceratodus* ähnliche Form (1912, p. 693).

Dipnoër übertragen; diese hatten wohl, außer der Pterygopalatinspange, zur Verbindung mit dem Neurocranium die drei bekannten Fortsätze, Processus basalis, ascendens und oticus, ausgebildet, jedoch durch dieselben noch keine feste, unbewegliche Verbindung mit jenem erworben, sondern nur erst eine lockere, bewegliche, so daß dem Palatoquadratum durchaus Bewegungen gestattet waren.

Von diesen primitiven Dipnoërn, mit noch beweglichem Palatoquadratum, sind nach der einen Seite die jüngeren und modernen Dipnoër ausgegangen, nach der anderen Seite die ältesten Quadrupeden. Diese letzteren erhielten, wie ich schon früher (1909) anzunehmen geneigt gewesen bin, noch das bewegliche Palatoquadratum, etwa in der vorhin angegebenen Form der hypothetischen ursprünglichen Dipnoërverhältnisse.

Von diesen ältesten Quadrupeden, mit noch beweglichem Palatoquadratum, zweigten ab nach der einen Seite die Vorfahren der heute lebenden Amphibien, nach der anderen diejenigen der Reptilien.

Vielleicht, m. E. sogar höchstwahrscheinlich, hatten oder erwarben wenigstens schon diese ältesten Quadrupeden einen kinetischen Schädel im Sinne von Versluys; denn wahrscheinlich sind es stegocephale Formen gewesen, mit geschlossenem Schläfendache und deshalb wahrscheinlich fester Verbindung der Pars quadrata Palatoquadrati mit den Deckknochen der Nachbarschaft. Vielleicht wurde hier sogar schon, bei einigen Formen, der metakinetische Schädeltypus nach Versluys ausgebildet, und zwar in seiner ursprünglichen Form.

Die Amphibien nun haben die drei genannten Fortsätze des Palatoquadratums zur Verbindung mit dem Neurocranium entweder wenigstens teilweise verloren (*Ichthyophis* unter den Gymnophionen, bei welchem im Knorpelstadium, neben dem Processus pterygopalatinus, der Processus ascendens gut, der Processus oticus nur gering entwickelt ist, der Processus basalis aber sowie eine Verbindung des Palatoquadratums mit dem Neurocranium ganz fehlt; s. Peter, 1898, p. 32 und 33), oder beibehalten und dieselben, gleich den modernen Dipnoërn (s. die Angaben Sewertzoff's für *Ceratodus* a. a. O.), nach Verlust des Schläfenpanzers, zur sekundären festeren Verbindung mit dem Neurocranium, und zwar z. T. sogar durch Verschmelzung mit demselben, benützt (und zwar entweder alle drei Fortsätze, Urodelen[1]; oder nur einen Teil derselben, Anuren, bei welchen der Processus basalis [Gaupp, 1893] eine Gelenkverbindung mit der Ohrkapsel bildet, in welcher ein Fortdauern der alten beweglichen Verbindung des Palatoquadratums gesehen werden kann[2]).

Die feste Verbindung oder gar Verschmelzung der drei in Rede stehenden Fortsätze des Palatoquadratums mit dem Neurocranium bei den rezenten Urodelen (und teilweise Anuren) einerseits und den rezenten Dipnoërn andererseits wäre also Konvergenzerscheinung, entstanden an dem gleichen gemeinsam ererbten Materiale[3]. — Kurz sei noch bemerkt, daß auch bei Urodelen Basipterygoidgelenke vorkommen (Wiedersheim 1877); ebenso bei Gymnophionen (nach Versluys, 1910, p. 201, Fußnote).

Bei den Reptilien, und damit Amnioten überhaupt, bei welchen von den drei genannten Fortsätzen des Palatoquadratums der Processus oticus fehlt, der Processus ascendens in der Columella (Epipterygoid, weshalb ich den Fortsatz Processus epipterygoideus nennen möchte) der Reptilien und der Lamina ascendens der Mammalia wiederkehrt, der Processus basalis, wie oben schon angegeben, nach Gaupp vielleicht in dem Knorpelmeniscus des Basipterygoidgelenkes mancher Formen, fand sich schon an der Schwelle (Cotylosaurier und Diaptosaurier) die typische metakinetische Schädelform vor, wahrscheinlich in direktem Anschlusse an die

---

[1] Bei einem jungen, $4^3/_4$ cm langen Feuersalamander finde ich nur den Processus ascendens und einen Teil des Processus oticus wirklich knorpelig mit dem Neurocranium verschmolzen, der ganze Processus basalis und ein großer Teil des Processus oticus ist nur straffbindegewebig mit der Ohrkapsel verbunden.

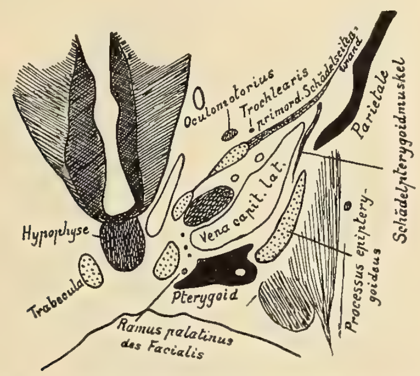
[2] Daß dann sekundär solche, schon ausgebildete Fortsätze wieder zurückgebildet werden können, wie es z. B. mit dem Processus ascendens und dem larvalen Processus oticus der Anuren während der Metamorphose der Fall ist (siehe die Angaben Gaupp's, a. a. O.), kann hier unberücksichtigt bleiben.

[3] Auf die Verbindungen des Palatoquadratums im vorderen Teile des Schädels (in der Nasengegend) bin ich mit Absicht nicht eingegangen, weil es hier vielfach noch an sicheren Vergleichen zwischen den Verhältnissen der Fische und denjenigen der Amphibien fehlt.

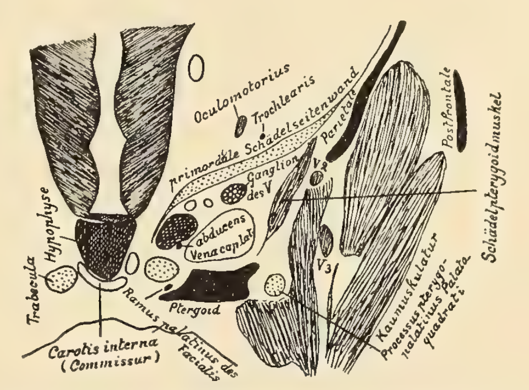
mehr oder weniger große Beweglichkeit des Palatoquadratums der voraufgegangenen Vorfahren unter den Stegocephalen (wenn anders diese Vorfahren nicht schon selbst den metakinetischen Schädeltypus erworben und besessen hatten) und führte, soweit dieser Typus nicht in ursprünglicher Form beibehalten wurde, sekundär entweder zu dem typischen (meta-, amphi- oder mesokinetisch) streptostylen Schädel (Eidechsen, Schlangen, Vögel) oder der gänzlich akinetischen, monimostylen Schädelform.

Danach wäre also der typische streptostyle Schädel ebensogut eine sekundäre Form wie der typische monimostyle.

Im speziellen Falle der Schildkröten habe ich schon oben gesagt, daß auch bei ihren Vorfahren Bewegungen im Schädel möglich gewesen sein müssen und stattgefunden haben; andernfalls wäre das Vorkommen eines meniscusartigen Knorpels zwischen Pterygoid und Processus basipterygoideus bei *Emys* nicht gut erklärbar. Ich leite daher den Schädel der heutigen Schildkröten von einem kinetischen Schädel ab; vielleicht oder wahrscheinlich war dieser vorausgegangene Schädel metakinetisch, wie bei den primitiven Formen, z. B. den Cotylosauriern, m. E. aber sicherlich nicht streptostyl.



Textfig. 20. Querschnitt durch den Kopf eines Embryos der *Emys europaea* s. *lutaria* mit 7,75 mm Msl, im Bereiche des Cavum epiptericum und durch den vordersten Teil des Rudimentes des Schädelpterygoidmuskels.



Textfig. 21. Aus der gleichen Serie wie Textfig. 20. Der Schnitt liegt 4 Schnitte, von je 45 μ Dicke, weiter caudal als der Schnitt der Textfig. 20, und geht durch den caudalen Teil des Schädelpterygoidmuskels.

Auch folgende Beobachtung spricht für den kinetischen Charakter der dem heutigen Schildkrötenschädel vorausgegangenen Schädelform. Bei einem *Emys*-Embryo *(E. lutaria)* mit 7,75 mm Msl finde ich einen wohlentwickelten Muskelstrang, mit typischen Muskelfasern, welcher wohl nur als Rest der Schädelpterygoidmuskulatur aufgefaßt werden kann. Der Muskel (Textfig. 20 und 21, p. 131, Schädelpterygoidmuskel) ist durchaus selbständig, insbesondere und vor allem scharf getrennt und unabhängig von der Temporalis-Pterygoideusmuskulatur; er liegt medial von dem caudalen Punkte des Processus ascendens palatoquadrati und noch etwas caudal davon, entspringt von der primordialen Schädelseitenwand nach hinten oben von den Foramina des Oculomotorius und Trochlearis, medial vom Processus descendens des Parietale, und verläuft, unmittelbar vor dem Ganglion Trigemini und dem Ursprung des Ramus secundus und tertius an diesem, abwärts, gegen die obere laterale Kante des Pterygoids hin (Fig. 20 und 21, p. 131). Der längsgetroffene Muskel ist in 5 Schnitten von je 45 μ Dicke vorhanden. In zwei Schnitten schließt sich an das untere, etwas oberhalb des Pterygoids liegende Ende der Muskelfasern ein in der Richtung dieser Fasern verlaufendes stärkeres Bindegewebe an, welches gegen das Periost auf der Oberfläche des Pterygoids ausstrahlt und wohl als rudimentäre Differenzierung einer Sehne aufzufassen ist. Dies alles spricht wohl dafür, daß hier tatsächlich ein Rest der Schädelpterygoidmuskulatur vorliegt; wahrscheinlich ein Rest des Pterygo-parietalis. — Eine Nervenversorgung kann ich in der Serie nicht mit Bestimmtheit nachweisen. Doch glaube ich auf der einen Seite ein ganz feines Zweigchen zu sehen, welches vom Ursprung des Ramus tertius Trigemini abgeht und in den Muskel eintritt.

Bei einem etwas älteren Embryo (Msl = 7,9 mm) finde ich keine Spur des Muskels. Ob er hier bereits zurückgebildet ist, oder ob der Muskel überhaupt nur noch individuell in der Ontogenese angelegt wird, welch beides durchaus möglich wäre, kann ich, bei den wenigen Serien, welche ich aus diesen Stadien besitze, nicht entscheiden. Das wäre nur an einem größeren Materiale möglich.

Bei *Chelone imbricata* habe ich den Muskel nicht gefunden.

Durch den embryonalen Besitz dieses Muskels und des Meniscusknorpels zwischen Pterygoid und Processus basipterygoideus nimmt *Emys*, in diesem Punkte, eine sehr tiefe Stellung ein, tiefer als bisher von irgend einer Schildkröte bekannt geworden ist.

Mir ist nicht bekannt, daß bisher bei anderen Schildkröten differenzierte Reste der Schädelpterygoidmuskulatur gefunden worden sind. Versluys sagt darüber (1912, p. 599): „Bei Cheloniern, wo sowohl die Schädelpterygoidmuskeln wie der Depressor palpebrae fehlen, finden wir dennoch den Anfang der Anlage dieser Muskeln, indem sich der entsprechende dorsale Teil des mandibularen Myotomes noch von der Anlage des M. temporalis und der M. pterygoidei abtrennt; derselbe verkümmert dann aber bald, ohne daß noch eine Abtrennung der Anlage des Depressor palpebrae stattfindet." — Bezüglich der Literatur über diese Muskelgruppe verweise ich ebenfalls auf Versluys (a. a. O.).

Auch der Säugerschädel ist gewiß in letzter Linie auf einen kinetischen Schädel zurückzuführen; das Vorhandensein von Processus basipterygoidei spricht dafür. Wie weit jener Zustand zurückliegt, ist wohl noch nicht bestimmt zu sagen. Ich vermute: schon recht weit. Ein typisch streptostyler Schädel kommt bei den entfernten Vorfahren wohl nicht in Betracht, sondern wohl nur ein metakinetischer. Doch möchte ich hier, wegen der eigentümlichen Verhältnisse des Kiefergelenkes und der Gehörknöchelchen der Säuger noch nichts Bestimmtes sagen. Ich komme übrigens weiter unten noch einmal darauf zurück[1]. — Der Schädel der Cyno-

---

[1] Bei dieser Gelegenheit darf ich wohl auf die Genese des Pterygoids der Säuger, und zwar der Ditremata, hinweisen, wie ich dieselbe fürs Kaninchen geschildert habe (1909, Verhandl. der anatom. Gesellsch. zu Gießen).

Bekanntlich spielt bei der Genese dieses Knochens das Auftreten eines Knorpelkernes, welcher schon vor mir oft beobachtet worden war, eine große Rolle. Ich habe nun gezeigt, daß der Knorpel — ein rundlich-ovaler Kern — früher auftritt als der Deckknochenteil des Pterygoids, und daß dann beide sekundär miteinander verschmelzen, indem der Knorpel vom Knochen umwachsen, also in denselben aufgenommen, und dann zerstört und ersetzt wird.

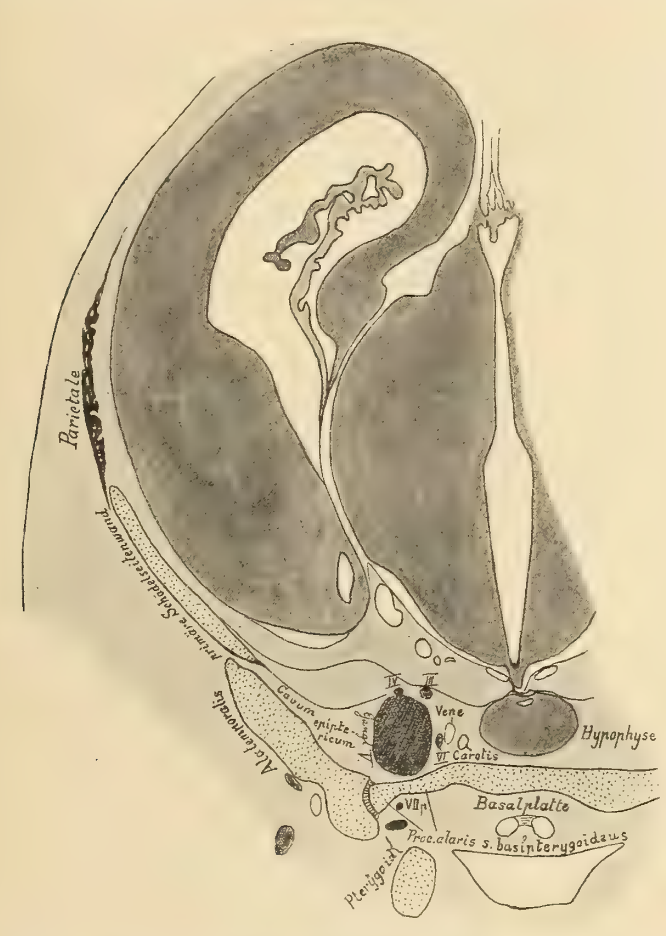
Ich habe nun gleichfalls, an einem anderen Orte (1909, Arch. f. Anatomie. Suppl. p. 14) gezeigt und abgebildet (Taf. 1, Fig. 2), daß der Meniscus pterygoideus (zwischen Pterygoid und Processus basipterygoideus) bei *Lacerta vivipara* im erwachsenen Zustande fest mit dem Pterygoid verschmolzen ist, so daß er wie ein Teil des Knochens erscheint, indem der Knorpel direkt in den Knochen übergeht.

Ich führe bekanntlich das Säugerpterygoid (a. a. O.) auf den mit dem Processus basipterygoideus verbundenen Teil des Reptilienpterygoids zurück. An der eben zuerst genannten Stelle (in den „Verhandlungen") habe ich den Knorpel des Säugerpterygoids auf das Palatoquadratum, insbesondere auf Teile der Pterygopalatinspange desselben, zurückgeführt und dies begründet. Von der Pterygopalatinspange des Palatoquadratums ist aber, wie oben schon angegeben, nach Gaupp, auch der Knorpelmeniscus des Basipterygoidgelenkes abzuleiten, welcher, wie eben gesagt, mit dem Pterygoid verschmilzt. Sollte da nicht vielleicht für die Ableitung des Pterygoidknorpels der Säuger ganz speziell jener Meniscusknorpel in Betracht kommen? Die Verhältnisse der erwachsenen *Lacerta vivipara* wären einer solchen Annahme nicht ungünstig. Auch die Tatsache, daß der Knorpel bei den Säugern (Textfig. 22 und 23, p. 133) von oben und der lateralen Seite her vom Knochen umwachsen wird, könnte damit in Einklang und Zusammenhang gebracht werden. Auch liegt der Knorpel ganz in der Nähe des Processus basipterygoideus (Fig. 22 und 23, p. 133). Aber man müßte doch eine gewisse Verschiebung, vor allem nach medialwärts und etwas nach unten, und Entfernung von dem letztgenannten Processus annehmen, ebenso eine gewisse Größenzunahme.

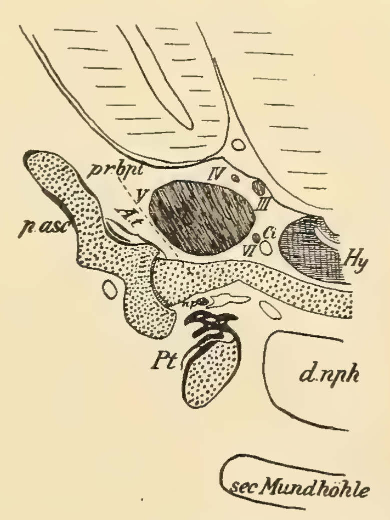
Ich stelle diese Ableitung und Homologie nicht etwa als sicher auf; betrachte vielmehr das soeben Gesagte nur als eine Anregung zur weiteren Prüfung der Sache. Sollte sich aber diese Homologie erweisen lassen, so wäre das für das Problem des Säugerschädels gewiß von nicht geringer Bedeutung. Dies um so mehr, als wir ja, nach meiner, übrigens schon von Rathke (1839), in physiologischem Sinne auch von Leydig (1872, p. 25 und 41), und in gewisser Hinsicht auch einmal von Baur (1886, Zoolog. Anz., p. 736) vertretenen, von Baur indessen (1889, Zoolog. Anz., p. 45) wieder zurückgenommenen Ansicht, bei den Säugern, in der Pars ascendens der Ala temporalis, auch noch ein Homologon des Epipterygoids der Reptilien haben, welches ebenfalls vom Palatoquadratum stammt und in der gleichen Gegend liegt wie der Meniscusknorpel und der Processus basipterygoideus, gerade so wie Ala temporalis, Processus basipterygoideus und Pterygoidknorpel bei den Säugern. Für jene oben genannte, unter Annahme der in Rede stehenden Homologie erforderlich gewesene Verschiebung des Meniscusknorpels nach medialwärts und etwas nach unten könnte man die Bildung des Ductus nasopharyngeus und des sekundären Gaumens der Säuger verantwortlich machen:

dontia ist, nach Versluys (1912), bereits akinetisch gewesen, derjenige der Pelycosaurier dagegen, welche jenen doch nahestehen, metakinetisch.

6. Cavum epiptericum und Carotisverlauf. Daß der Teil des Cavum cranii, welcher dem von Gaupp (1905, Anat. Anz., Bd. 27, p. 299) als Cavum epiptericum bezeichneten Raume entspricht, ursprünglich ein extracranialer Raum gewesen ist, hat P. Albrecht (1884 a) zuerst ausgesprochen, und zwar für die Säuger. Er sagt, a. a. O. p. 21: „Si l'alisphénoïde de chaque côté est un os de la face, ... alors l'espace compris entre la surface supéro-antérieure du rocher, l'alisphénoïde et le bord caudal de l'orbitosphénoïde d'une côté et la dure-mère de l'autre, est un espace facial, en un mot, un espace extracrânien.“ Albrecht nennt diesen Raum: l'espace postfacial du crâne, im Gegensatze zu einem anderen, von ihm unterschiedenen extracraniellen Raume, welchen er „l'espace préfacial du crâne“ nennt[1]. — Aus dieser Erkenntnis zieht dann Albrecht (p. 24) folgenden wichtigen Schluß auf das Verhalten der, bei jenem Raume, in Betracht kommenden Nerven und der Carotis: „Mais, si l'espace postfacial du crâne des mammifères est un espace facial, un espace extracrânien, alors le nerv grand pétreux superficiel, depuis sa sortie de l'hiatus de Fallope jusqu'au



Textfig. 22. Aus einem Querschnitte durch den Kopf eines Kaninchenembryos von 4 cm Scheitelsteißlänge, in der Gegend des Cavum epiptericum. *III* = Oculomotorius. *IV* = Trochlearis. *V* = Trigeminus. *VI* = Abducens. *VII* = Facialis. *VIIp* = Ramus palatinus des Facialis.



Textfig. 23. Aus einem Querschnitte durch den Kopf eines Kaninchenembryos von etwa 4 cm Scheitelsteißlänge (andere Serie als Textfig. 22), in der Gegend des Cavum epiptericum. *Hy* = Hypophyse. *Pt* = Pterygoid. Die übrigen Bezeichnungen wie in Textfig. 22 (p. 133). Man achte auf die Entwicklung des Pterygoids in Textfig. 19 (p. 124), 22 (p. 133) und 23; sowie auf den Processus basipterygoideus (*pr. bpt.*) s. alaris und die Ala temporalis (*A. t.*).

diese zwang das Pterygoid, eine andere Stellung, nämlich eine mehr der senkrechten genäherte, einzunehmen und medialwärts zu rücken; der dem Pterygoid verbundene Meniscusknorpel mußte diese Verschiebung mitmachen.

Auf alle Fälle aber halte ich die Ableitung des Pterygoidknorpels der Säugetiere vom Palatoquadratum aufrecht und soweit bis jetzt möglich, für begründet.

Ich betone nochmals, daß ich im vorstehenden nur vom Pterygoid der Mammalia ditremata gesprochen habe, welches ich allerdings demjenigen der Monotremeta und der Nonmammalia als homolog erachte.

[1] Genau genommen entspricht Albrecht's „espace postfacial du crâne“ Gaupp's Cavum epiptericum und Voits (1909) Cavum supracochleare, also den beiden letzteren zusammen.

trou déchiré antérieur; alors le nerf petit pétreux superficiel, depuis sa sortie de l'ouverture supérieure du canal du tympan jusqu'au trou déchiré antérieur; alors le ganglion de Gasser; alors la partie alisphénoïdienne du nerf masticateur (crotaphitico-buccinatoire), du nerf maxillaire inférieur, du nerf maxillaire supérieur, du nerf ophthalmique de Willis, ainsi que toute la partie „intracrânienne" extradurale du nerf moteur externe de l'oeil, du nerf moteur commun de l'oeil, du nerf pathétique, alors le sinus caverneux et l'artère carotide interne avec son plexus sympathique, depuis son entree dans le rocher jusqu'au trou caroticoclinoïdien, sont extracrâniens!"[1] — Albrecht bezeichnet dann (p. 26 und 27) weiterhin als die Stellen, an welchen die Augenmuskelnerven das, wie wir heute sagen, Cavum cranii primarium, oder, wie Albrecht sagte, „la véritable cavité du crâne", verlassen, also ihre Austrittsstellen aus demselben (A. nennt sie die „trous spinaux" derselben), „leurs sorties dans la dure-mère", d. h. also die Durchtrittsstellen durch die Dura mater. Ganz ähnlich hält er es mit dem Trigeminus, bei welchem er gleichzeitig darauf hinweist, daß an der betreffenden Stelle, sowohl bei anderen Mammalia als auch beim Menschen, Verknöcherungen vorkommen, und zwar so, daß der Trigeminus, um zu seinem, außerhalb der „véritable cavité du crâne" gelegenen Ganglion zu gelangen, ein Loch im Knochen passieren muß. — Über die Carotis sagt Albrecht (p. 27), daß ihr Eintritt in „la véritable cavité du crâne", d. h. also ins Cavum cranii primarium (oder primordiale), erfolge par le trou clinoïdo-carotidien, das ist: unter dem Processus clinoides anterior, caudal von der hinteren Wurzel der Ala orbitalis, d. h. der Pila metoptica; daß wir ferner, bis zu diesem Eintritte, an ihr zwei verschiedene Abschnitte zu unterscheiden hätten, „la partie intrapétreuse et la partie sus-alisphénoïdienne". „Toutes les deux sont extracrâniales" fügt Albrecht hinzu[2].

---

[1] Bezüglich der Bezeichnung „le trou caroticoclinoïdien" beruft sich Albrecht auf Henle. Henle sagt, in seinem Handbuche der Knochenlehre, p. 111, darüber folgendes: „Der Processus clinoides medius kann sich zu einem Stäbchen verlängern, das sich, gleich der unteren Wurzel des Orbitalflügels, an die untere Fläche der hinteren Spitze dieses Flügels anlegt. Es entsteht dadurch, von dem Canalis opticus durch die untere Wurzel des Orbitalflügels geschieden, ein ähnlicher, kurzer Kanal, Foramen carotico-clinoideum, an welchem die Carotis int. auf- und rückwärts verläuft."

[2] Zusatz: Ich habe früher (1909, Arch. f. Anatom., Suppl., p. 249, Anm. 2) schon einmal kurz hervorgehoben, daß Albrecht der Erste gewesen ist, welcher ausgesprochen hat, daß bei den Säugern in der Orbitotemporalregion ein ursprünglich „extracranialer Raum" zur Schädelhöhle hinzugekommen sei. Gaupp, welcher bekanntlich die gleiche Auffassung vertritt (seit 1900 und 1902), hat mir das angemerkt, mit dem Hinzufügen, ich hätte ihm die Priorität in dieser Frage abstreiten wollen. In meiner ganzen diesbezüglichen Bemerkung kommt von dem Rechte der Priorität nichts vor. Ich habe nur wahrheitsgemäß gesagt, daß die in Rede stehende wichtige Hypothese zuerst von Albrecht ausgesprochen und begründet worden sei. Aus den oben angeführten Sätzen Albrecht's geht hervor, daß ich kein unwahres und auch kein unrichtiges Wort gesagt habe. Damit erledigt sich für mich diese Frage. Daß ich Albrecht überhaupt genannt habe, kann mir, glaube ich, auch nicht zum Vorwurfe gemacht werden; jedenfalls stehe ich in der Anführung Albrecht's überhaupt nicht allein und befinde mich in guter Gesellschaft; wie ich gleich zeigen werde. Gewiß hat Albrecht, infolge seiner mehr spekulativen Arbeitsmethode (auch war er schließlich geistig krank), oft daneben gehauen und der Phantasie viel mehr Spielraum gelassen, als es vom naturwissenschaftlichen Standpunkte aus zulässig ist; z. B. wenn er wegen seiner Annahme, daß die Chorda dorsalis bis in die Nasenscheidewand hineinreiche (eine Annahme, welche auf der irrtümlichen Auslegung einer Beobachtung beruhte), die Existenz der Rathke'schen Tasche bestritt. Daß er aber bei seiner mehr intuitiven und spekulativen Methode doch auch recht glückliche Momente gehabt hat, welche zugleich Zeugnis ablegen von einem nicht gewöhnlichen Scharfsinne, hat sogar ein so ruhiger, sachlicher und nüchterner Anatom wie Pfitzner ausgesprochen, anläßlich der Ergebnisse seiner Untersuchungen über den menschlichen Carpus (1895, p. 554 und 555), indem er zu dem Schlusse kommt, daß die Albrecht'sche Theorie von ursprünglich vier Carpalreihen seinen Untersuchungen besonderen Gehalt verleiht: Pfitzner weiß keinen anderen Weg, die Ausbeute seiner Untersuchungen vorläufig zu ordnen, als die Annahme, „die Carpalia seien ursprünglich in vier, oder vielmehr in fünf Querreihen angeordnet gewesen."

Weidenreich hat sich, bei seinen Untersuchungen über das Kinn und dessen Entstehung (1904), ausdrücklich zu Albrecht's Theorie darüber (1883, Unterkiefer von La Naulette) bekannt (p. 555), daß nämlich die Kinnbildung eine Folge oder Wirkung der Reduktion der Zähne, insbesondere der Schneidezähne, und der damit verbundenen Reduktion der Processus alveolares des Unterkiefers im Bereiche der Schneidezähne sei; man darf wohl sagen, daß dies in der Tat eine sehr glückliche Theorie ist.

Albrecht sagt in seinem Vortrage über den Unterkiefer von La Naulette (p. 174): „Ich glaube, ich habe eine Erklärung des Kinns, durch das sich der Mensch vor allen übrigen Säugetieren auszeichnet, gefunden. Nehmen wir zur Erläuterung dieses zunächst den Querschnitt eines Affenunterkiefers auf der Höhe der Symphyse, so sitzt hier der mächtige Schneidezahn mit seiner langen und mächtig im Sinne von vorne nach hinten ausgedehnten Wurzel; beim Menschen werden aber durch die zunehmende Zivilisierung der Nahrungsaufnahme die Schneidezähne rudimentär. Dies zeigt sich in zweierlei Weise, erstens dadurch, daß die antero-posteriore Ausdehnung der betreffenden Zähne und infolgedessen ihre Alveolen abnehmen und zweitens, daß die Wurzeln sich verkürzen. Der Unterkiefer von La Naulette hat also eine Tiefe seiner Schneidezähnealveolen, wie sie fast nur die Affen

Gaupp ist dann 1900, ausgehend von der Frage, ob die Ala temporalis der Säuger auf einen Teil der ursprünglichen, primären Seitenwand des Knorpelschädels, wie sie bei Amphibien und Sauropsiden besteht, zurückgeführt werden könne, dem Problem näher getreten (1900, p. 540 ff.). Gaupp's Ausgangspunkt ist also im Prinzipe der gleiche gewesen wie derjenige Albrecht's. Eingehend erörtert hat dann Gaupp diese Frage 1902 in seiner Arbeit über die Ala temporalis. Hier hat Gaupp, durch Hinweis auf den Verlauf der Gefäße und Nerven, erhärtet, daß das Cavum epiptericum ein ursprünglich extracranialer Raum sei, und hat weiter dargetan, daß derselbe nicht nur bei den Mammalia zum Cavum cranii primarium hinzukommt, sondern, u. a., auch bei den Schildkröten, und zwar so, daß dasselbe am macerierten Knochenschädel einfach als ein Teil der Schädelhöhle erscheint, welcher scheinbar von vornherein dazu gehört habe. Von besonderer Wichtigkeit waren für Gaupp's Beweisführung das Verhalten und die Lage des Ganglion Trigemini und seiner Äste, dann weiter des Oculomotorius, Trochlearis und Abducens. Nicht erkannt hat damals Gaupp, daß auch die Carotis

---

besitzen. Mit dieser Rudimentation der Schneidezähne, und zwar speziell der unteren Schneidezähne, geht eine Verkürzung des Processus alveolaris des Unterkiefers, sowie eine Verschmälerung desselben im Sinne von vorne nach hinten, einher, wie solches bei allen Tieren, die ihre Schneidezähne früher oder später verlieren, geschieht. Es ist also beim Menschen der ganze vordere Teil des Processus alveolaris des Unterkiefers rudimentär geworden. — Somit ist also der menschliche Unterkiefer nicht etwa Affenunterkiefer + Kinn, sondern Affenunterkiefer — rudimentäre Partie des Alveolarfortsatzes. Das Kinn ist also nicht etwa ein Zeichen höherer Entwicklung des Menschen, sondern ein Zeichen der Rudimentation des Schneidezahn tragenden Abschnittes seines Unterkiefer-Alveolarfortsatzes."

Rauber ist (1906), in einem eigens zu diesem Zwecke geschriebenen Artikel, eingetreten für Albrecht und sein Andenken, nämlich im Hinblick auf die sogenannte interfrontale Fontanelle. Es handelt sich um Albrecht's Arbeit: „sur le crâne remarquable d'une Idiote de 21 ans"; und Rauber weiß manches Lob zugunsten des „unglücklichen" Paul Albrecht auszusprechen.

M. Fürbringer führt, in seinem Werke über die Abstammung der Säugetiere (1904), Albrecht und seine Ansichten zu wiederholten Malen an.

In der unter Kallius' Leitung von Inouye (1912) angefertigten Arbeit über den Zwischenkiefer werden Albrecht's Ansichten und Äußerungen über den Sitz der Hasenschartenkieferspalten und damit zusammenhängender Fragen eingehend angeführt und besprochen und (auf p. 483) dem Albrecht ein „unbestreitbares" Verdienst zugesprochen in Erörterung der Frage des Sitzes der Hasenschartenkieferspalte.

Gaupp selbst führt Albrecht wiederholt an: z. B. in seinem Rostocker Vortrage (1906, p. 62) bei Besprechung des Os paradoxum des *Ornithorhynchus.* Oder in seinem Referate über Ontogenese und Phylogenese des schallleitenden Apparates (1899), in welchem er Albrecht's Ansichten über das Kiefergelenk auf mehreren Seiten (p. 1035—1037) anführt, bespricht und kritisiert. Selbst die Arbeit, aus welcher ich die oben angeführten Stellen Albrecht's entnommen und auf Grund deren ich früher gesagt habe, daß Albrecht als Erster den Raum der mittleren Schädelgrube der Mammalia ditremata als ursprünglich extracranialen Raum erkannt hat, ist, neben anderen Arbeiten Albrecht's, mit ihrem Titel in dem Literaturverzeichnisse zu Gaupp's Bearbeitung des Kopfskelettes im Hertwig'schen Handbuche der Entwicklungslehre angeführt.

Unter solchen Umständen — ich habe ja nur eine ganz beliebige, kleine Zusammenstellung gegeben — muß es doch auch mir freistehen, Albrecht anzuführen; und daß ich ihn dann wahrheitsgemäß als den Ersten genannt habe, welcher jene wichtige Tatsache zuerst erkannt und klar und unzweideutig ausgesprochen hat, ich ihm also in einem Punkte, in welchem sich seine Intuition gewißlich bewährt hat, lasse, was ihm gebührt, das erscheint mir doch nicht mehr als recht und billig. Die Verdienste, welche sich dann Gaupp, durch eingehendere Begründung, um diese wichtige Frage erworben hat, habe ich m. E. damit nicht geschmälert, jedenfalls nicht schmälern wollen.

Ich muß gestehen, daß nach meiner Ansicht Albrecht sich um die gleiche Frage ein großes Verdienst erworben, und daß seine scharfsinnige und logisch durchgeführte Analyse derselben bei der Lektüre auf mich einen großen Eindruck gemacht hat, trotz der vielen Fehler, welche Albrecht sonst begangen hat. Nach Pfitzner hat er Verdienste in der Carpusfrage, nach Weidenreich käme ihm ein Hauptverdienst in der Kinnfrage zu, nach Rauber in der Frage der Fontanella interfrontalis; nach meiner Ansicht ferner in der Frage der Ableitung der Dicondylie der Mammalia, in welcher, soviel ich weiß, Albrecht als Erster eine Ableitung der Säugerdicondylie von der Reptilmonocondylie versucht hat; usf. Das sind z. T. doch sehr bedeutsame und wichtige Fragen der Morphologie, in welchen sich Albrecht's Gedankengang bewährt hat. Und ebenso in der Kiefergelenksfrage, in welcher er, in glänzend beredter Weise, die physiologischen Schwierigkeiten der Konsequenzen der Reichert-schen Theorie dargetan und als Erster eine Hauptschwierigkeit genannt hat, welche darin besteht, daß, nach dieser Theorie, es eine Zeit gegeben haben muß, während welcher auf jeder Seite zwei hintereinander gelegene, voneinander unabhängige Gelenke hätten funktionieren müssen, wobei das vordere neue von dem hinteren alten noch die Bewegungsachse allmählich übernehmen mußte. Diesen von Albrecht gepflogenen Erwägungen der physiologischen Schwierigkeiten des Problems hat sich selbst ein Anatom wie Schwalbe nicht entzogen (vergl. dessen Darstellung in seinem Lehrbuche der Sinnesorgane, 1887).

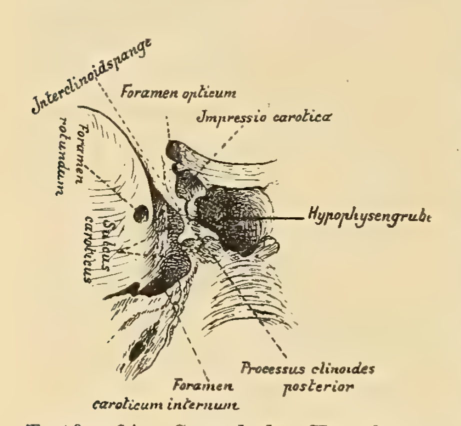
Ich glaube, das sind Verdienste, zumal in hervorragenden morphologischen Fragen, welche es rechtfertigen und fordern, daß Albrecht auch da genannt wird, wo er Gutes geleistet hat.

interna bei den Mammalia ditremata zunächst ins Cavum epiptericum eintritt und in diesem verläuft, ehe sie ins Cavum cranii primarium eintritt, was schon Albrecht, wie oben angeführt, ausgesprochen hatte. Gaupp hat damals sogar geglaubt, „der Eintritt der A. carotis cerebralis in den Raum des primordialen Craniums“ erfolge „bei Amphibien, Sauropsiden und Säugern an der gleichen Stelle: durch die Basis des Primordialcraniums neben der Hypophysengrube“ (1902, p. 224); welches nicht richtig ist. Ich komme gleich darauf zurück.

Wie ich schon früher (1912 a) betont habe, hat die Art und Weise, in welcher das Cavum epiptericum bei den Schildkröten, insbesondere *Chelone*, zum Cavum cranii primarium hinzukommt, und vor allem wie es von den Skeletteilen begrenzt wird, eine nicht zu verkennende große Ähnlichkeit mit den Säugerverhältnissen, besonders den Verhältnissen der Mammalia ditremata.

Diese Ähnlichkeit wird verstärkt durch das Verhalten der Carotis interna.

Aus den oben angeführten Sätzen Albrecht's geht hervor, daß schon er erkannt hat, daß bei den Mammalia ditremata die Carotis interna auch innerhalb des Schädels, d. h. nach ihrem Eintritte durch das Foramen lacerum anterius, zunächst noch in einem ursprünglich extracranialen Raume verläuft, eben in seinem „espace postfacial du crâne“, d. i. aber nichts anderes als das Cavum epiptericum Gaupp's, also ein Teil des Cavum cranii secundarium. Auch hat er die Grenze für den Übertritt ins Cavum cranii primarium richtig angegeben, nämlich in dem „trou carotico-clinoïdien“.



Textfig. 24. Gegend der Hypophysengrube, des Foramen caroticum internum, des Sulcus caroticus und der Interclinoidspange an dem macerierten Schädel eines erwachsenen Menschen.

Diese Ansicht ist nun neuerdings für ein ditremes Mammale, nämlich das Kaninchen, von Voit (1909, p. 551—557) eingehend dargelegt und begründet worden. Voit hat festgestellt, daß die Carotis interna, durch das Foramen caroticum, zunächst ins Cavum epiptericum gelangt (welches festzustellen Voit durch Bestimmung der Lage der ursprünglichen primordialen Seitenwand gelang), dann in diesem nach vorn verläuft und dasselbe erst kurz hinter der unteren oder hinteren Orbitalflügelwurzel verläßt, um in die primäre Schädelhöhle einzutreten und, unter Durchbohrung der Dura mater, zum Gehirne zu gelangen.

Dieser Verlauf ist manchmal auch noch am fertigen Menschenschädel gut zu demonstrieren, nämlich dann, wenn der Processus clinoides anticus und posticus durch eine Knochenspange miteinander verbunden sind. Diese Spange nämlich, Interclinoidspange genannt, ist, neben den beiden Processus clinoidei, beim menschlichen Embryo mitunter als ein die beiden Processus miteinander verbindender Knorpel vorhanden (Gaupp, 1902, p. 213), geht aber bei der Verknöcherung in der Regel zugrunde, während die durch sie verbundenen Processus clinoidei erhalten bleiben. Ausnahmsweise aber bleibt auch die Spange erhalten; es setzt sich dann die Verknöcherung der beiden Processus clinoidei in dieselbe hinein fort, bis die von beiden Seiten her kommenden knöchernen Teile zusammenkommen und sich, unter Nahtverbindung, vereinigen. Dann ist auch im erwachsenen Zustande eine Interclinoidspange vorhanden.

Ein solcher Fall liegt mir vor und hier ist die Lage der Carotis zu den primären und secundären Teilen deutlich zu erkennen (Textfig. 24, p. 136). Die Processus clinoidei nämlich und die Taenia interclinoidea sind Reste der ursprünglichen, primären Schädelseitenwand (Gaupp, 1902, p. 213); welches besonders schön in Embryonalserien zu erkennen ist: es liegen die Augenmuskelnerven und der erste Ast des Trigeminus lateral von der Interclinoidspange, und zwar unmittelbar lateral neben ihr; das sind die typischen Verhältnisse wie bei den Nonmammalia. Die beiden Processus clinoidei und die Interclinoidspange begrenzen also das Cavum cranii primarium lateralwärts und schließen es hier ab gegen das lateral folgende Cavum epiptericum, d. h. die Anlage

der mittleren Schädelgrube, der Pars secundaria cavi cranii dieser Gegend. Das Präparat (Textfig. 24, p. 136) zeigt nun klar und deutlich, daß das Foramen lacerum anterius bezw. Foramen caroticum internum und, im Anschlusse an dasselbe, der Sulcus caroticus, und zwar nach vorn bis an die Wurzel des Processus clinoides anterior, lateral zur Clinoidbrücke, d. h. außerhalb der Pars primaria cavi cranii, gelegen ist; und damit natürlich auch die in dem Sulcus gelegene Carotis selbst. Erst ganz vorn tritt die Carotis, unter dem Processus clinoides anticus hindurch, ins Cavum cranii primarium ein, so daß die starke, medial vom Processus clinoides anticus gelegene Impressio carotica des Keilbeines, in welcher die Carotis ihre fünfte Krümmung beginnt, in der Pars primaria cavi cranii gelegen ist.

Sehr schön ist das alles auch in Serien von menschlichen Embryonen zu sehen, so wie sie mir in mehreren Exemplaren von 5—7 cm langen Embryonen vorliegen. Zwar ist hier die Interclinoidspange noch nicht in ganzer Länge ausgebildet und es klafft noch eine etwa 200—300 μ lange Lücke in der Verbindung zwischen vorderem und hinterem Processus clinoides. Trotzdem ist der ganze, hier in Rede stehende Sachverhalt überaus klar zu erkennen. Die Carotis steigt unmittelbar hinter dem caudalen Rande des Processus alaris (= Processus basipterygoideus) in die Höhe und kommt dann lateral zur Hypophyse zu liegen, aber in einiger Entfernung von derselben; medial von der Anlage des Sinus cavernosus (Vena capitis lateralis) und in der Nähe der Augennerven. Dabei liegt sie gleichzeitig zur Ebene des unteren, schräg medialwärts und nach unten gerichteten unteren Randes der Interclinoidspange durchaus lateral, d. h. außerhalb des Cavum cranii primarium, im Cavum epiptericum. In dieser Lage verläuft das Gefäß eine Strecke weit vorwärts, um sich ganz vorn, entsprechend dem vorderen Rande der Hypophyse, caudal von der hinteren Orbitalflügelwurzel, unter der Interclinoidspange hindurch, medialwärts zu wenden und also ins Cavum cranii primarium einzutreten. Hier gibt sie dann sofort die Ophthalmica ab, welche also mit ihrem Ursprungsstücke in der primären Schädelhöhle liegt (wie wir das oben auch bei *Chelone* gesehen haben), in dieser etwas schräg nach vorn und lateralwärts verläuft, um dieselbe dann, durch das Foramen opticum, wieder zu verlassen.

Die eben genannte Eintrittsstelle der Carotis ins Cavum cranii primarium kann, durch Verbindung zwischen dem Processus clinoides anticus und medius, zum Foramen abgeschlossen sein; es ist das schon genannte Foramen caroticoclinoideum, mit welchem also schon Albrecht die Grenze des Übertrittes der Carotis ins Cavum cranii primarium (Albrecht's „véritable cavité du crâne") bestimmt hat.

Diese Eintrittsstelle der Carotis ins Cavum cranii primarium bei den Mammalia ditremata kann der Eintrittsstelle der Carotis der Nonmammalia in die primäre Schädelhöhle nicht entsprechen, so wenig wie ihre Eintrittsstelle durch das Foramen lacerum in die Schädelhöhle überhaupt, noch ihre nächstfolgende Strecke innerhalb des Schädels, d. h. ihr ganzes im Sulcus caroticus gelegenes Stück, der Lage nach dem Foramen caroticum bezw. irgend einer Strecke der Carotis der Reptilien entspricht; welches schon Voit (1909, p. 555) gesagt hat.

Eine Eintrittsstelle der Carotis der Mammalia ditremata ins Cavum cranii primarium, welche derjenigen der Reptilien entsprechen sollte, müßte in der Hypophysengrube, etwa medial vom Processus clinoides posticus, oder auch etwas weiter vorn, jedenfalls aber medial von der Ebene des Processus clinoides posticus, gelegen sein; und der Kanal dürfte nicht unter der Interclinoidspange hindurchgehen, weder vorn noch hinten, sondern müßte die basale Knorpelmasse der Hypophysengrube jederseits, in der Richtung von unten nach oben (oder schräg von unten lateral nach oben medial), durchbohren. Denn diese basale Knorpelmasse unter der Hypophysengrube entspricht den beiden Trabeculae der Nonmammalia in der Hypophysengegend, welche man sich also bei den Mammalia zu einer einheitlichen Knorpelmasse zusammengeschoben zu denken hat. Die Carotis der Nonmammalia tritt nämlich, aus caudolateraler Richtung herkommend, unter die Trabecula, und um deren Unterseite herum auf die mediale Seite derselben, um entlang dieser nach oben aufzusteigen. Wenn aber die basale Knorpelmasse im Gebiet der Hypophysengrube der Mammalia ditremata den Trabeculae entspricht, und daran ist doch wohl nicht zu zweifeln, dann ist sofort zu erkennen, daß die Carotis bei ihrem Übertritte

aus dem Cavum epiptericum ins Cavum cranii primarium, caudal von der hinteren (unteren) Orbitalflügelwurzel, und unter der Interclinoidspange hindurch, zu der trabecularen Masse eine dorsale Lage hat, d. h., von der lateralen Seite kommend, nicht unter, sondern über derselben, und nicht um deren untere und mediale Seite herum ins Cavum cranii primarium eintritt, sondern um die laterale und obere Seite derselben; kurz auf der Oberseite der trabecularen Masse sich medialwärts wendet, um aus der Pars secundaria cavi cranii in die Pars primaria desselben überzutreten.

M. E. wäre also ein Foramen caroticum internum, welches demjenigen der Nonmammalia, insbesondere der Reptilien, entsprechen sollte und würde, bei den Mammalia ditremata mit Verhältnissen wie beim Menschen auf einer Linie zu suchen, welche die Tiefe der Impressio carotica mit der medialen Seite der Basis des Processus clinoides posticus verbindet, und zwar wahrscheinlich ganz in der Nähe des letzteren. Dieses Foramen müßte die obere (dorsale) Öffnung eines Kanales sein, welcher die trabeculare Knorpelmasse in ventrodorsaler Richtung durchbohrte; die untere Öffnung dieses Kanales würde, als Foramen caroticum externum, nicht dem heutigen Foramen caroticum externum des Menschen und der übrigen Ditremata entsprechen; so wenig wie der in Rede stehende hypothetische Kanal dem heutigen Canalis caroticus.

Wenn ich vorhin gesagt habe: bei Mammalia ditremata mit Verhältnissen wie beim Menschen, so rechtfertigt sich das daraus, daß, soweit meine, aus Embryonalserien geschöpfte Erfahrung lehrt, die betreffenden Verhältnisse nicht bei allen Ditremata ganz gleich liegen.

Aus dem Gesagten folgt, daß, wie schon Voit hervorgehoben hat (1909, p. 555/556), die Carotis bei den Mammalia ditremata Lageveränderungen durchgemacht und zugleich neue Strecken in ihren Verlauf und ihre Bahn eingeschaltet haben muß. Nach den vorigen Ausführungen kann dies nun näher präzisiert werden, und zwar etwa folgendermaßen.

Zunächst sei bemerkt, daß ein derartiger Vorgang wohl nur auf dem Wege der Anastomosenbildung erfolgen kann (was auch Voit wenigstens als das Wahrscheinlichste annimmt), d. h. auf demjenigen Wege, auf welchem überhaupt Gefäße sich zu verlagern pflegen. Man denke an die Ablösung der medial von den Gehirnnerven gelegenen Vena cardinalis anterior durch die lateral von den Nerven gelegene Vena capitis lateralis und die Herausbildung dieser aus jener; ein Prozeß, welcher von Salzer (1895) beim Meerschweinchen genau verfolgt und auch von mir, in meiner Arbeit über die Entwicklung der Augengefäße des Kaninchens (1905), berücksichtigt und teilweise, auch bildlich, dargestellt worden ist, und sich auf dem Wege der Anastomosenbildung vollzieht. Durchschneidung des Skelettes durch das Gefäß scheint mir nicht in Betracht zu kommen.

Diese erforderliche Anastomose müßte sich gebildet haben zwischen einer Stelle des caudalen, noch unter der Schädelbasis gelegenen Stückes der Carotis (also vor dem Eintritte ins Foramen caroticum externum primarium) und einer Stelle der bereits innerhalb des Cavum cranii primarium, also jenseits des Foramen caroticum internum primarium gelegenen Strecke des Gefäßes, und zwar im Bereiche des Ursprunges der Ophthalmica. Diese Anastomose, die neue Bahn, muß lateral von der alten gelegen gewesen sein und sich vorn, im Bereiche des Ursprunges der Ophthalmica, über der Trabecula und unter der Seitenwand (Interclinoidwand), lateralwärts gewendet und das Cavum cranii primarium verlassen haben, ins Cavum epiptericum eingetreten sein, sich in diesem, in sagittaler Richtung, über die Oberseite des Processus basipterygoideus (Processus alaris) hinweg, caudalwärts erstreckt haben bis zum caudalen Rande des Fortsatzes, und dann, hinter dem Processus sich abwärts wendend, das Cavum epiptericum, zwischen dem Processus und der Ohrkapselspitze, verlassen haben, und nun, caudal von dieser Stelle und vom Foramen caroticum externum primarium, ihren Ursprung vom alten Stamme des Gefäßes, also von der unter der Schädelbasis gelegenen Strecke desselben, genommen haben. Von hier an ist dann das alte, durch das Foramen caroticum externum primarium, den Canalis caroticus primarius und das Foramen caroticum internum primarium laufende Gefäßstück zugrunde gegangen, und damit auch die eben genannten Knochenöffnungen; und es sind neue Öffnungen und Kanäle für das Gefäß entstanden, welche mit den ursprüng-

lichen Foramina nichts zu tun haben; so zunächst der Canalis caroticus der menschlichen Anatomie in der Spitze der Felsenbeinpyramide, welcher, in phylogenetischer Hinsicht, ein Canalis caroticus secundarius und gänzlich unabhängig vom Carotiskanal der niedrigen Formen, dem Canalis caroticus primarius, ist, auch beim menschlichen Embryo bekanntlich zunächst noch nicht existiert, indem hier anfangs (z. B. bei Embryonen von 5 cm Schstlg) die Carotis lateral neben der Spitze der Felsenbeinpyramide vorbeiläuft, der Kanal also ontogenetisch sekundär entsteht, durch sekundäre Umwachsung des Gefäßes von seiten des Petrosums, d. h. der Ohrkapsel. Die diesem Kanale zukommenden beiden Öffnungen, das Foramen caroticum externum und internum der menschlichen Anatomie, sind also ganz sekundäre Bildungen, die mit den Foramina carotica im Primordialschädel der niedrigen Formen, welche also als Foramina carotica primaria zu bezeichnen wären, gar nichts zu tun haben. Das Foramen caroticum internum der menschlichen Anatomie, also secundarium, ist bekanntlich ein Teil einer größeren Lücke, des Foramen lacerum anterius, welches am caudalen Rande der Ala magna sphenoidalis, und zwar speziell des Processus alaris (Processus basipterygoideus), gelegen ist; dieses bezeichnet die Stelle des Eintrittes der sekundären Gefäßbahn in die Schädelhöhle, und zwar in die Pars secundaria derselben, ins Cavum epiptericum, und kann, als zwischen Felsenbein (Ohrkapsel) und Processus alaris (Processus basipterygoideus) und lateral von der trabecularen Masse gelegen, nicht dem medial von der Trabecula gelegenen Foramen caroticum internum der Reptilien entsprechen. Überhaupt ist dieses Loch kein ursprüngliches Loch im Knorpelschädel, sondern ein sekundäres Loch, entstanden durch Abtrennung aus einer weiten Spalte, welche zwischen caudalem Rande des Processus alaris (basipterygoideus) und vorderem Rande der Ohrkapsel, und zwar extracranial, gelegen war. In denjenigen Fällen, in welchen es hier bei Säugern, durch Ausbildung einer Verbindung zwischen Processus alaris und Ohrkapsel in Form einer lateral von der Carotis gelegenen Knorpelspange (Commissura alicochlearis), zu einem abgeschlossenen Foramen caroticum am Knorpelschädel kommt, kann dies m. E. nur ein phylogenetisch sekundärer Zustand sein. In meinen *Didelphys*-Serien fehlt diese Knorpelspange (die Carotis tritt aber hier an anderer Stelle in den Schädel ein), und beim Menschen finde ich bis zu einer Größe des Embryos von 5 cm Scheitelsteißlänge keine knorpelige Commissura alicochlearis (bei e i n e m dieser Embryonen die vorknorpelige, die Ohrkapsel noch nicht erreichende Anlage derselben), und erst beim $6\frac{3}{4}$ cm langen Embryo hat der Processus alaris einen caudalen, lateral von der Carotis gelegenen knorpeligen Fortsatz, welcher sich von der lateralen Seite her an die Pars cochlearis anlehnt, aber noch nicht mit derselben verschmolzen ist. Aus dieser Beobachtung ist nicht nur auf die Art und Weise der Ontogenese jener Knorpelspange zu schließen (nämlich daß sie vom Processus alaris aus entsteht), sondern sie spricht auch für die genetisch sekundäre Natur der Knorpelspange und damit auch für die genetisch sekundäre Natur des durch die Spange aus der erwähnten großen, ursprünglich extracranial gelegenen Spalte abgetrennten Carotisloches. — Und dann ist schließlich noch eine weitere neue Öffnung entstanden, nämlich da, wo vorn, hinter der hinteren Orbitalflügelwurzel, die Carotis aus der Pars secundaria in die Pars primaria des Cavum cranii, unter Durchbrechung der Dura mater, übertritt. Die Stelle der Duradurchbrechung kann, wenn keine knöcherne Abgrenzung dieser Stelle vorhanden ist, ungefähr als Grenze zwischen dem primären und sekundären Teile der Schädelhöhle angesehen werden. Manchmal aber ist eine gute knöcherne Grenze gegeben, nämlich dann, wenn ein Processus clinoides medius vorhanden ist, und dieser dann, mit dem Processus clinoides anticus zusammen, entweder eine Incisura caroticoclinoidea oder gar ein Foramen caroticoclinoideum bildet. Diese Incisur oder dieses Foramen ist dann, auf die Pars primaria des Cavum cranii bezogen, das eigentliche Foramen caroticum internum, welches aber, nach allem Gesagten, doch nicht dem Foramen caroticum internum der niedrigen Formen, insbesondere der Reptilien (also dem primarium), entsprechen kann, wenn es auch in der Nähe von dessen Stelle gelegen ist.

Schließlich sei noch bemerkt, daß es sehr wohl möglich gewesen sein kann, daß das vordere Stück der die Bildung der neuen Gefäßbahn einleitenden Anastomose vielleicht nicht von der Carotis selbst, sondern von einem ihrer Zweige, vielleicht der Ophthalmica, ausgegangen, bezw. in einen solchen eingemündet ist. Die

ganze Topographie läßt wenigstens die Möglichkeit, daß es so gewesen sei, zu. Entscheiden kann natürlich nur die unmittelbare Beobachtung; und diese Bemerkung will nicht mehr sein als eine Anregung, bei den auf diesen Gegenstand gerichteten Untersuchungen von vornherein mehrere Möglichkeiten ins Auge zu fassen. — Nebenbei bemerkt: die Arteria ophthalmica verläßt, wie aus der menschlichen Anatomie ja bekannt ist, bei den Mammalia ditremata, mit dem Opticus zusammen, die Schädelhöhle durch das Foramen opticum, bei den Reptilien hingegen nicht durch die Fenestra optica, sondern durch eine nach unten von derselben gelegene Lücke. Wenn die Säugerverhältnisse von denjenigen der Reptilien abzuleiten sind, dann müssen also auch hier Verlagerungen stattgefunden haben.

Ich komme nun auf die Carotis der *Chelone* zurück.

Wie oben dargetan, tritt dieselbe auch zunächst in das Cavum epiptericum ein und dann erst, nach einigem Verlaufe in demselben, aus diesem heraus, in die Pars primaria des Cavum cranii. Darin liegt zweifelsohne eine gewisse Ähnlichkeit mit den Verhältnissen der Mammalia ditremata. Andererseits aber sind doch auch wesentliche Unterschiede vorhanden, welche ich nunmehr anzuführen habe. Der erste betrifft das Verhältnis der Arterie zum Processus basipterygoideus. Wie Voit für das Kaninchen angibt (1909, p. 554) und aus meiner Darstellung oben für den Menschen hervorgeht, verläuft die Carotis der Mammalia ditremata im Cavum epiptericum über dem Processus alaris des Primordialcraniums, d. i. über dem Homologon des Processus basipterygoideus der Nonmammalia, nach vorn, nachdem sie hinter dem caudalen Rande des Processus in ventrodorsaler Richtung aufgestiegen ist. Bei *Chelone* nun liegt die Arterie auf denjenigen Embryonalstufen, auf welchen das Rudiment des Processus basipterygoideus, in Form der Crista basipterygoidea, am deutlichsten ausgeprägt ist, und das ist bei Embryonen von etwa 10,4 mm Msl der Fall, etwas anders zu diesem Rudimente des Fortsatzes bezw. zur Leiste: vor allem nicht darüber, sondern mehr darunter. Genauer ist die Sache so: Die Carotis, welche hinten unterhalb der lateralen Hälfte der Basalplatte liegt, kommt weiter vorn, im Bereiche des vorderen Abducensloches, mehr unter den lateralen Rand der Platte zu liegen, doch so, daß sie denselben lateralwärts etwas überragt und direkt unterhalb des Abducens liegt; dann tritt sie zu der unmittelbar vor dem vorderen Abducensloche auftretenden Basipterygoidleiste in unmittelbar nachbarliche Beziehung, und zwar derart, daß sie lateral zu dem lateralen Rande der Leiste, zugleich aber nach unten, ventral von demselben zu liegen kommt, doch so, daß sie dem unteren Umfange der doch zweifellos im Cavum epiptericum gelegenen Vena capitis lateralis angelagert ist. Sie liegt, an dieser Stelle, also nicht eigentlich unter der Crista basipterygoidea, sondern nur in einem tieferen Niveau als dieselbe, etwa so, daß ihr oberer Umfang sich in gleicher Ebene mit dem lateralen Rande der Leiste befindet, zugleich aber lateral von der Ebene dieses Randes; sie wird also von dieser nicht bedeckt. Offenbar steht dieses Verhalten in Zusammenhang mit der bei *Chelone*, wie den Schildkröten überhaupt, stattgehabten Reduktion des Basipterygoidfortsatzes. Beim Modellembryo und dem reifen Embryo ist dann die Leiste nicht mehr deutlich nachweisbar; zugleich hat sich das, früher (beim Embryo mit 10,4 mm Msl) nur lateral von der Carotis gelegene Pterygoid, mit einer starken, breiten Lamelle, unter dem Gefäße gegen die Medianlinie hin, bis in die Nähe der Intertrabecula, vorgeschoben und so ist die Carotis dann in das Cavum epiptericum zu liegen gekommen.

Da die Carotis hier, bei *Chelone*, wie soeben dargetan, im Bereiche des Cavum epiptericum eigentlich nicht mehr unter der Basipterygoidleiste gelegen ist, sondern seitlich von ihr (wenn auch in einem etwas tieferen Niveau), so wäre von hier aus leicht ein Zustand abzuleiten, in welchem sie über die Leiste zu liegen käme. Es möchte also scheinen, als könnte man nun daran denken, die Säugerverhältnisse von ähnlich wie bei Chelone liegenden Verhältnissen abzuleiten und die Lage der Carotis über dem Processus basipterygoideus (Processus alaris) bei jenen als durch einfache Verlagerung, mittelst Verschiebung zunächst nach oben und dann medialwärts, entstanden anzunehmen. Für diesen Fall brauchte man also wenigstens für die Tatsache der sekundären Einlagerung der Carotis der Säuger ins Cavum epiptericum keine Anastomosenbildung anzunehmen,

und eine solche wäre nur für die Ausbildung der beschriebenen spezifischen Art des Übertrittes des Gefäßes aus dem Cavum epiptericum ins Cavum cranii primarium erforderlich gewesen. Indessen spräche gegen diese Vorstellung die Tatsache, daß der Processus basipterygoideus der Mammalia eben nicht rudimentär ist wie bei *Chelone*, sondern, in Form des Processus alaris, als sogenannte mediale Wurzel der Ala temporalis, gut und kräftig ausgebildet und sicherlich auch niemals durch ein solch starkes Reduktionsstadium wie bei *Chelone*, und den Schildkröten überhaupt, hindurchgegangen ist. Man wird also doch, um die Aufnahme der Carotis ins Cavum epiptericum bei den Mammalia ditremata genetisch zu erklären, eine Anastomosenbildung, in dem oben angegebenen Sinne, annehmen müssen.

Nebenbei sei bemerkt, daß das gegenseitige Verhältnis zwischen Processus basipterygoideus und Carotis überhaupt in der Reihe der Reptilien wechselt. Indem ich mich auf einige diesbezügliche Feststellungen aus meinen eigenen Serien beschränke, will ich kurz folgendes angeben: Bei *Hatteria* finde ich, in meinen Serien (von 4—6 cm langen Embryonen), die Carotis ausgesprochen nach unten von dem Processus basipterygoideus liegen; überhaupt aber kaum oder nur wenig in Beziehung zu demselben treten, indem sie sich schon in der Ebene von dessen caudalem Rande medialwärts wendet, um, zunächst zwischen Parasphenoid und Trabecula, dann medial von der letzteren, durch die Fenestra hypophyseos ins Cavum cranii (natürlich primarium) einzutreten. Die kurze Strecke, auf welcher sie mit dem Processus in Beziehung tritt, liegt sie ausgesprochen unter demselben, und zwar weit medialwärts vom lateralen Rande des Fortsatzes entfernt; also anders als bei *Chelone*, bei welcher sie zu dem lateralen Rande der dem Fortsatze entsprechenden Leiste ausgesprochen lateral liegt.

Bei einem älteren *Lacerta*-Embryo (mit 7,65 mm Msl), bei welchem die Carotis zwischen Parasphenoid und verknöcherndem Basisphenoide in einem Kanale gelegen ist, kommt, soviel ich sehe, die Carotis überhaupt nicht in unmittelbare Beziehung zum Basipterygoidfortsatze, indem sie bereits etwas caudal von der Ebene des caudalen Randes desselben, sich medialwärts wendend, ins Cavum cranii eintritt; aber sie liegt auch hier unter dem Niveau des Fortsatzes.

Die Lagebeziehungen zwischen Carotis und Processus basipterygoideus sind also in der Reihe der Reptilien verschieden. Zweifellos kommt *Chelone* darin den Mammalia ditremata näher als *Hatteria* und *Lacerta*, daß überhaupt bei ihr ausgesprochenere Beziehungen zwischen Carotis und Basipterygoidleiste vorhanden sind. Aber es ist doch wohl nur eine entferntere Ähnlichkeit, die allerdings dadurch erhöht wird, daß die Carotis eben auch zugleich eine Strecke weit mit ins Cavum epiptericum aufgenommen wird.

Der zweite und wesentlichste Unterschied gegen die Verhältnisse der Mammalia ditremata besteht darin, daß die Carotis bei *Chelone*, wie bei allen anderen Reptilien, um die untere und mediale Seite der basalen Knorpelteile, insbesondere der Trabecula, herum und durch die Fenestra hypophyseos ins Cavum cranii primarium eintritt. Ich habe dies schon früher (1912, Verhandl. der Anatom. Gesellsch.) angegeben, dabei aber damals unberücksichtigt gelassen, daß die Carotis zuvor in das Cavum epiptericum zu liegen kommt. Dieses ist, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, gänzlich verschieden von den Verhältnissen bei den Mammalia ditremata, und hier kommt *Chelone* denselben nicht näher als jedes andere Reptil.

Bemerkenswert ist, daß, nach den Untersuchungen Gaupp's (1908, Monographie über den *Echidna*-schädel), bei *Echidna* die Carotis offenbar den alten, bei Reptilien bestehenden Weg zum Cavum cranii primarium beibehalten hat und damit auch jenes alte Gefäßstück, welches diesen Weg zurücklegt. Bei *Echidna* sind noch deutlich Anlagen der Trabeculae nachzuweisen, und jede Carotis tritt um die mediale Seite der zugehörigen Trabecula herum ins Cavum cranii ein, also ganz wie bei den Reptilien. Sofort nach dem Eintritte in die Schädelhöhle liegt die Carotis medial von der hinteren Wurzel der von Gaupp entdeckten, von der Seite der Sella turcica zur Ala orbitalis hinziehenden Taenia clinoorbitalis, und medial von derselben befindet sich also auch das Foramen caroticum internum. Nun ist aber die Taenia clinoorbitalis, wie Gaupp nachgewiesen

hat (1902, p. 198—204), ein Rest der alten, primären Seitenwand des Chondroneurocraniums, und ihre hintere, zur Seite der Sella turcica entspringende Wurzel befindet sich an gleicher Stelle wie der Processus clinoides posticus der Mammalia ditremata, darf also wohl diesem verglichen werden. Da nun das Foramen caroticum internum medial von dieser hinteren Wurzel der Taenia, also medial vom Homologon des Processus clinoides posticus, liegt, so befindet es sich an der gleichen Stelle, an welcher sich, nach meinen obigen Ausführungen, einst auch das ursprüngliche Foramen caroticum internum, also das primarium, der Mammalia ditremata befunden haben muß. So liefern die *Echidna*-Verhältnisse mit einen Beweis für die Richtigkeit meiner Behauptung, daß die Stelle des Übertrittes der Ditrematacarotis aus dem Cavum epiptericum, d. h. der mittleren Schädelgrube oder der Pars secundaria cavi cranii, in die Pars primaria cavi cranii, welche caudal von der unteren (hinteren) Wurzel des Orbitalflügels und über der trabecularen Masse liegt, nicht dem ursprünglichen Foramen caroticum internum entsprechen kann. Noch weniger aber ist dies, wie wir sahen, mit dem, einen Teil des Foramen lacerum anterius ausmachenden und die Carotis ins Cavum epiptericum leitenden, sogenannten Foramen caroticum internum der menschlichen Anatomie, wie überhaupt derjenigen der Mammalia ditremata, der Fall.

Nun bleibt mir noch ein wichtiger Punkt übrig.

Wenn ich oben von dem Verlaufe der Carotis interna bei den Mammalia ditremata gesprochen habe, so muß ich ausdrücklich betonen, daß das, was ich gesagt habe, zunächst nur gilt fürs Kaninchen, für welches Voit (a. a. O.) die Verhältnisse klargelegt hat, und für menschliche Embryonen, für welche ich in meinen eigenen Serien die nötigen Beobachtungen gemacht habe.

Die Dinge liegen nämlich offenbar in den einzelnen Gruppen der Mammalia ditremata verschieden; wie wohl aus Folgendem hervorgeht.

Bei jüngeren Igelembryonen, von etwa 13 mm Scheitelsteißlänge, bei welchen das Knorpelskelett ins Jungknorpelstadium eintritt, liegt die Carotis ebenfalls zwischen Ohrkapselspitze und caudalem Rande des Processus alaris. Diese beiden Skeletteile sind schon auf dieser Stufe, lateral von der Carotis, durch eine Spange verbunden, welche auf dieser jungen Stufe noch vorknorpelig ist und der von anderen Säugern (z. B. dem Kaninchen) her bekannten Commissura alicochlearis (Voit) entspricht, bei den oben von mir untersuchten menschlichen Embryonen aber zum Teil noch fehlt. Die Carotis tritt also hier, beim Igelembryo, durch ein Loch, welches am caudalen Rande des Processus alaris gelegen ist, d. h. sie hat die gleiche Lage zu dem Processus, wie oben fürs Kaninchen und den Menschenembryo angegeben worden ist. Das Loch führt die Carotis aufwärts in das Cavum epiptericum und auf die Oberseite des Processus alaris (basipterygoideus). Soweit ist also die Sache im Prinzip so, wie oben fürs Kaninchen und den Menschen angegeben. Dann aber wird die Sache etwas anders, und zwar indem die Carotis nicht erst eine größere Strecke, über dem Processus alaris, nach vorn verläuft, sondern sich fast sofort aufwärts wendet und, die Anlage der Dura mater durchbrechend, in die Pars primaria cavi cranii eintritt. In dieser letzteren gibt sie dann, wie beim Menschen und Kaninchen, die Arteria ophthalmica ab, welche dann, mit dem Opticus zusammen, die Pars primaria der Schädelhöhle wieder verläßt.

Beim älteren Igelembryo, von etwa 5—6 cm Länge, scheint die Carotis allerdings, vor der Durchbrechung der Dura, im Cavum epiptericum eine längere Strecke, auf der Oberseite des Processus basipterygoideus (alaris), nach vorn zu verlaufen, so daß also Verhältnisse wie beim Menschen und Kaninchen vorliegen. Leider kann ich es nicht ganz genau ausmachen, da der Embryo nicht ganz gut erhalten ist.

Bei *Didelphys*-Embryonen (spec.?), von etwa 1½—3 cm Scheitelsteißlänge, finde ich nun die Verhältnisse, wenigstens in einem, die Lage der Durchtrittsstelle der Carotis durch die primordiale Schädelwand betreffenden Punkte, die Verhältnisse ganz anders: die Carotis verläuft, im Bereiche des vorderen Teiles der Pars cochlearis der Ohrkapsel, an der ventromedialen Seite der letzteren, zwischen ihr und dem Ductus nasopharyngeus, oralwärts und gelangt dann unter den caudalen Teil des Processus alaris s. basipterygoideus, und zwar ganz medialwärts, also unter dessen Wurzel, mit welcher derselbe an der basalen Knorpelmasse ent-

springt, ganz ähnlich, wie ich es oben für *Hatteria* angegeben habe. Während sie sich dann aber bei *Hatteria* sofort medialwärts wendet, läuft sie bei *Didelphys* zunächst noch etwas nach vorn, und zwar immer noch unter der Wurzel des Processus basipterygoideus (alaris), und wendet sich dann aufwärts, um durch einen zwischen dem caudalen Teile der Wurzel des Processus alaris (basipterygoideus) und der medianen basalen Knorpelmasse gelegenen Kanal nach oben ins Cavum cranii zu gelangen, und zwar dicht neben dem caudalen Teile der Hypophyse, aber offenbar doch ins Cavum epiptericum, indem sie, medial vom Ganglion Trigemini sich befindend, gleich diesem unter der Dura mater liegt; doch bin ich mir darüber nicht ganz klar geworden und gebe dies daher nur mit allem Vorbehalte an. Die Arterie läuft dann, auf der Oberseite des oralen Teiles der Wurzel des Processus alaris, nach vorn zu. Leider ist es mir an meinem, nicht ganz gut konservierten Materiale nicht möglich, ihr weiteres Schicksal genau zu verfolgen; vor allem nicht mit Sicherheit ihr ferneres Verhalten zur Dura und ihre Durchtrittsstelle durch dieselbe zu bestimmen. Bei einem jüngeren, aber auch nicht gut konservierten Embryo von $1\frac{1}{2}$—$1\frac{3}{4}$ cm Scheitelsteißlänge scheint die Sache so zu sein, daß die Carotis, gleich nach ihrem Eintritte in das Cavum epiptericum (? s. oben!), einen Ast nach oben entsendet, welcher alsbald zur Dura gelangt und, dieselbe durchbrechend, zum Gehirne eilt; einen zweiten aber nach vorn, welcher, lateral von der Hypophyse und medial vom Ganglion Gasseri, unter der Dura, wenigstens zunächst, auf eine größere Strecke, oralwärts verläuft. — Wie dem auch sei, das scheint mir sicher zu sein, daß die Stelle des Eintrittes der Carotis ins Cavum cranii, und zwar ins Cavum epiptericum, also in die Pars secundaria der Höhle, nicht genau der oben angegebenen Stelle des Carotiseintrittes der Placentalier entspricht: diese letztere liegt ja zwischen Spitze der Pars cochlearis der Ohrkapsel und caudalem Rande des Processus alaris (Processus basipterygoideus); bei *Didelphys* aber liegt sie weiter vorn, nach vorn von dem caudalen Rande des Processus alaris, und ist eine Lücke im Knorpel zwischen der Wurzel des Processus und der Basalplatte, oder, wenn man will, da diese beiden nicht ganz scharf voneinander abzugrenzen sind, innerhalb der Basalplatte[1].

Schließlich sei noch folgender Punkt kurz gestreift: das gegenseitige Lageverhältnis zwischen Spitze der Pars cochlearis capsulae auditivae und Carotis interna bei den Mammalia ditremata. Auch hier ergibt die Durchmusterung meiner Serien Verschiedenheiten.

Bei menschlichen Embryonen ist das Verhältnis folgendes: bei einem Embryo von $6\frac{3}{4}$ cm Scheitelsteißlänge verläuft die Carotis neben der Pars cochlearis der Ohrkapsel im ventralen Teile ihrer lateralen Seite vorwärts und liegt schließlich zwischen derselben und einem caudal gerichteten, der Ohrkapselspitze von der lateralen Seite her sich anlagernden, aber mit derselben noch nicht verwachsenen, offenbar die Anlage einer Commissura alicochlearis darstellenden Fortsatze des Processus alaris; bleibt also bis zum äußersten vorderen Ende der Ohrkapsel lateral von derselben liegen (hier wird sie dann später von ihrem knöchernen Kanale umscheidet). Dann tritt dieselbe lateral und nach unten von der äußersten Spitze der Ohrkapsel nach vorn und gelangt, hinter dem caudalen Rande des Processus alaris vorbei, aufwärts ins Cavum epiptericum, um von hier aus, wie oben angegeben, weiter zu verlaufen. — Bei einem Embryo von 5 cm Scheitelsteißlänge, bei welchem der Processus alaris den bei der vorigen Stufe erwähnten caudalen Fortsatz noch nicht hat, läuft die Carotis in ausgesprochener Weise um die laterale Seite der Ohrkapselspitze herum nach oben, um, wieder hinter dem caudalen Rande des Processus alaris vorbei, nach oben ins Cavum epiptericum zu gelangen.

Beim Igelembryo von 13 mm Scheitelsteißlänge gelangt die Carotis, vom Halse her aufsteigend, ebenfalls ausgesprochenermaßen an die laterale Seite der Pars cochlearis capsulae oticae, und zwar auch hier in den ventralen Teil derselben. Dann verläuft sie zunächst an dieser Seite vorwärts, wendet sich dann unter die äußerste vordere Spitze der Kapsel, da wo dieselbe in die Anlage der Commissura alicochlearis übergeht,

[1] Hierher gehört auch eine Beobachtung Gaupp's (1910, Anatom. Hefte, Bd. 42, p. 338), welche mir erst nachträglich aufgefallen ist, daß nämlich bei *Mus* wie bei *Talpa* die Carotis, „nachdem sie durch das Foramen caroticum hindurchgetreten ist, sofort unter Durchbohrung der Dura in das eigentliche Cavum cerebrale cranii eindringt".

und um dieselbe unten herum medialwärts, um dann, durch das Foramen caroticum, aufwärts ins Cavum epiptericum zu gelangen.

Bei einem etwa $5\frac{1}{2}$ cm langen Igelembryo verläuft die Carotis zunächst am ventralen Teile der lateralen Seite der Pars cochlearis entlang vorwärts, wobei sie nach oben die lateral von der Ohrkapsel aufsteigende Arteria stapedia abgibt und außerdem stellenweise in einer Rinne der Ohrkapsel liegt; noch bevor sie das vordere Ende der Kapsel erreicht, also caudal von demselben, biegt sie, im Bogen, ventral- und medialwärts ab, um sich um die ventrale und dann die mediale Seite des vorderen Teiles der Pars cochlearis herum zu wenden, sich dann aufwärts zu begeben und durch das Foramen caroticum ins Cavum epiptericum einzutreten. Das Foramen caroticum ist begrenzt: caudal durch die knorpelige Verbindung zwischen Ohrkapsel und Basalplatte, oral durch den caudalen Rand der Wurzel des Processus basipterygoideus, medial durch die Basalplatte, lateral im caudalen Teile durch die Spitze der Pars cochlearis der Ohrkapsel, im oralen Teile durch die Commissura alicochlearis.

Aus dem bisher Gesagten geht hervor, daß die Carotis interna sich zum vordersten Teile der Pars cochlearis der Ohrkapsel bei Menschen- und Igelembryonen etwas verschieden verhält.

Wieder anders ist dieses Verhältnis nun beim *Didelphys*-Embryo (spec.?), wie ich es an $1\frac{1}{2}$—3 cm langen Exemplaren feststelle.

Beim *Didelphys*-Embryo also gelangt die Carotis interna, neben dem Kehlkopfe am Halse aufsteigend, zunächst an die untere (ventrale) und dann ausgesprochen an die mediale Seite der Pars cochlearis capsulae auditivae (und zwar in deren ventralem Abschnitte). Hier verläuft sie dann vorwärts, indem sie zugleich etwas näher an die Basalplatte herantritt. Schließlich gelangt sie an der ventromedialen Seite der Ohrkapselspitze zur Unterfläche der Basalplatte und hier zuletzt zu dem oben beschriebenen, nach vorn von dem caudalen Rande des Processus alaris, zwischen der Wurzel des Fortsatzes und der Basalplatte gelegenen Foramen caroticum. Die Carotis liegt also zur Ohrkapsel, insonderheit der Pars cochlearis, im wesentlichen nur medial, d. h. anders als beim Igelembryo und noch mehr anders im Vergleich zu den Verhältnissen des Menschenembryo.

Offenbar hängt dieser Wechsel des Carotisverlaufes bei den Placentaliern in der in Rede stehenden Gegend zusammen mit der Verlagerung der alten Carotisbahn und des phylogenetisch relativ noch jungen Alters der neuen Bahn; man kann sich vorstellen, daß sich hier gleichsam noch nicht sehr gefestigte und einseitig ausgeprägte Zustände dokumentieren.

Die naheliegende Frage, welcher von den erwähnten Zuständen der ursprünglichere sei, will ich nicht erörtern, wie ich überhaupt nicht auf weitere Einzelheiten eingehen will. Meine kurzen Bemerkungen sollten nur dazu dienen, anzuzeigen, daß hier Verschiedenheiten vorliegen; daß nicht nur innerhalb der Amnioten überhaupt, wie innerhalb der Reihe der Mammalia die Stelle des Carotiseintrittes in den Schädel wechselt, sondern selbst innerhalb der engeren Gruppe der Mammalia ditremata offenkundig Verschiedenheiten vorhanden sind, durch deren Aufdeckung und Vergleichung und vor allem genetische Erforschung wohl die Frage, in welcher Weise die neue Bahn sich gebildet haben möge, d. h. welche Wege sie dabei eingeschlagen habe, gelöst werden kann; kurz, daß hier ein Problem vorliegt, dessen Inangriffnahme sich wohl verlohnte.

7. Processus basipterygoideus und Processus alaris mammalium, Processus basipterygoideus und Ala temporalis mammalium. Über den Processus basipterygoideus habe ich, soweit die Schildkröten in Betracht kommen, schon früher (1912, Verhandl. der anatom. Gesellsch.) und oben (p. 53 u. 97) das Wichtigste gesagt. Auch habe ich oben (p. 121—133) die vergleichend-anatomische Bedeutung seines Vorkommens hervorgehoben. Ich will daher hier nur noch einen Punkt streifen, nämlich die Frage nach dem Homologon des Fortsatzes bei den Mammalia; ein Punkt, über welchen ich schon wiederholt, meistens jedoch nur gelegentlich, meine Ansicht geäußert habe.

Gaupp hat bekanntlich, zuerst 1900 (p. 540—551), dann ausführlicher 1902 (Arbeit über die Ala

temporalis), darzutun versucht, daß dem Processus basipterygoideus der Nonmammalia, insonderheit der Reptilien, bei den Mammalia die Ala temporalis entspräche. Dabei faßte Gaupp ausdrücklich den Begriff Ala temporalis so, daß der Processus alaris, die vielfach sogenannte mediale Wurzel der Ala temporalis, von seinen Erörterungen und der Vergleichung mit dem Processus basipterygoideus der Nonmammalia ausgeschlossen war. Gaupp hebt (1902, p. 163—165) ausdrücklich hervor, daß es nach seiner Ansicht nicht berechtigt sei, den Processus alaris der Ala temporalis zuzuzählen; daß derselbe vielmehr der medianen Knorpelmasse der Basis der Orbitalregion zugerechnet werden müsse; eine Ansicht, welche wohl hauptsächlich durch die Tatsache bestimmt worden ist, daß bei manchen Säugern eine, lateral von der Carotis gelegene knorpelige Verbindung zwischen Processus alaris und Pars cochlearis der Ohrkapsel, nämlich in Form der schon erwähnten Commissura alicochlearis, vorkommt, und daß es durch die Anwesenheit dieser Knorpelspange bei den betreffenden Formen am Knorpelschädel zur Bildung eines auch seitlich, also ringsum abgeschlossenen Foramen caroticum kommt. Darin erblickte nämlich Gaupp einen primitiven Zustand (1902, p. 164), weil er annahm, daß das so gebildete Foramen caroticum genau der Eintrittsstelle der Carotis cerebralis ins Cavum cranii bei Amphibien und Sauropsiden entspräche (1902, p. 224). Beim Vorhandensein des in der angegebenen Weise entstandenen, völlig ringsum geschlossenen Foramen caroticum käme es eben deutlich zur Geltung, daß der Processus alaris zur medianen Knorpelmasse der Basis gehöre, indem er nur dann als ein lateraler Fortsatz der basisphenoidalen Knorpelmasse erschiene, wenn jene Knorpelbrücke geschwunden sei, wie es beim Menschen geschähe und eben ein sekundärer Vorgang sei (1902, p. 164). Es sei daher bei seinen vergleichenden Erörterungen über die Ala temporalis der Processus alaris nicht mit eingeschlossen. Die Gaupp'sche Vergleichung hatte es also ausschließlich mit dem sonst oft als aufsteigenden Teil der Ala temporalis bezeichneten Skelettstücke zu tun, welches bei manchen Säugern, wie es schon oft von Autoren angegeben worden ist (z. B. von Levi [1900] und Gaupp [1902] für den Menschen, von Voit [1909] und mir [1909] fürs Kaninchen, von Wińcza [1896] für Katze, Hund und Eisbär; für menschliche und Katzenembryonen kann ich die diesbezüglichen Angaben bestätigen), während der Ontogenese längere Zeit, durch eine Schicht nicht verknorpelten Gewebes, vom Processus alaris getrennt bleibt und also allein von Gaupp als Ala temporalis bezeichnet wird.

Diesen aufsteigenden Teil der Ala temporalis also (und zwar ihn allein, ohne den Processus alaris) vergleicht Gaupp dem Processus basipterygoideus der Nonmammalia, insonderheit der Reptilien, und zwar speziell der Saurier *(Lacerta)* unter diesen; indem er, ähnlich wie früher schon Albrecht (a. a. O.), erkannte, daß derselbe nichts mit der bei Amphibien und Sauropsiden vorhandenen primären Seitenwand des Knorpelschädels zu tun haben könne.

Bei dieser Vergleichung fällt wohl den Nerven, ihrer Lage und ihrem Verlaufe, namentlich des Trigeminusganglions und seiner drei Äste, sowie des Oculomotorius, Trochlearis und Abducens, also der Augenmuskelnerven, die bedeutendste Rolle zu, indem Gaupp, auf Grund der Vergleichung vornehmlich von *Lacerta* und *Mus*, findet, daß dieselben in der hinteren Orbitalregion der Säuger im wesentlichen die gleichen Lagebeziehungen zueinander gewinnen wie bei *Lacerta* (1902, p. 197), und daß das Verhalten der Nerven zur Ala temporalis in Gaupp's Sinne, d. h. also zum aufsteigenden Teile derselben, im Prinzipe durchaus das gleiche sei wie bei den Reptilien *(Lacerta)* zum Processus basipterygoideus (1902, p. 190); so daß also zwischen den beiden genannten Skelettstücken die weitestgehende Übereinstimmung bestünde (1902, p. 198).

So lägen bei *Lacerta* der Oculomotorius und Trochlearis über dem Processus basipterygoideus; der Abducens durchbohre zwar medial von der Wurzel des Fortsatzes die Schädelbasis, aber über dem Niveau des Fortsatzursprunges. Der erste Trigeminusast verlaufe über den Fortsatz hinweg nach vorn, der dritte wende sich, nach seinem Ursprunge am Ganglion, bald lateral- und ventralwärts. Alles das sei leicht und sofort in Einklang zu bringen mit dem Verhalten der gleichen Nerven zur Ala temporalis (d. h. allein dem aufsteigenden Teile derselben) bei den Säugern. Nur der zweite Trigeminusast füge sich nicht ganz: bei den Säugern eben-

falls über dem Skelettstücke gelegen, liege er aber bei *Lacerta* nicht dorsal vom Processus basipterygoideus. Die Ursache dieses Unterschiedes sei gegeben in der Anwesenheit der Columella (Epipterygoid) bei *Lacerta*: dieses Skelettstück lenke den zweiten und dritten Trigeminusast, bald nach ihrem Ursprunge am Ganglion, lateralwärts ab und trenne sie so vom ersten Trigeminusast; während der erste Ast daher medial von der Columella verliefe, träte der zweite und dritte Ast hinter (caudal von) der Columella nach außen, und dann erst wende sich der zweite nach vorn, so daß er also auf diese Weise nicht über den Processus basipterygoideus zu liegen käme. Mit der Columella habe man aber bei den Säugern nicht mehr zu rechnen, und so stünde einem direkten Verlaufe des zweiten Trigeminusastes nach vorn, über den Processus basipterygoideus hinweg, nichts mehr im Wege (1902, p. 191). Mithin, so schließt Gaupp (p. 192), sei in dem Processus basipterygoideus der Reptilien ein Skelettstück gegeben, welches nach seiner Lage am Schädel und seinen Lagebeziehungen zu den Nerven durchaus übereinstimme mit der Ala temporalis der Säuger, d. h. dem aufsteigenden Teile derselben, ohne den Processus alaris.

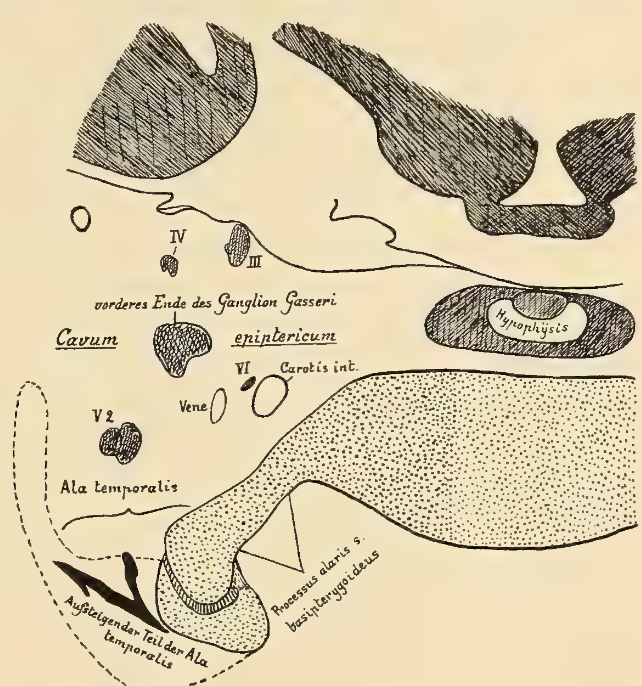
Das sind, soweit ich es verstehe, neben der, schon von Albrecht konzipierten Erkenntnis, daß das Cavum epiptericum, also der Raum der mittleren Schädelgrube, ein ursprünglich extracranialer Raum ist, 1902 die vornehmsten Gründe Gaupp's zur Vergleichung und Homologisierung der Ala temporalis der Säuger, und zwar, wie gesagt, nur des aufsteigenden Teiles derselben, mit dem Processus basipterygoideus der Reptilien gewesen.

1910 ist dann Gaupp, in seiner gegen mich gerichteten Arbeit über das Säugerpterygoid und *Echidna*-Pterygoid (Anatom. Hefte, Bd. 42, p. 335—338), kurz auf die Frage der Ala temporalis zurückgekommen und hat, im Anschlusse an eine kurze Wiederholung seiner Erörterung der Frage nach der Lage des Foramen caroticum in den Säugern aus dem Jahre 1908 (Monographie des *Echidna*-Schädels) und Wiedergabe der Ergebnisse und Auffassung Voit's (1909, p. 551 ff.), nunmehr die Ansicht ausgesprochen, daß der Processus alaris der Mammalia der Ala temporalis zuzurechnen sei, und nicht der medianen Knorpelmasse.

In einer weiteren neueren Arbeit Gaupp's (1910/11, Verhandl. des 8. internat. Zoologenkongr., p. 225 und 226) finde ich nun, über die in Rede stehende Gegend, folgende Bemerkung: „Bei den Säugetieren ist nun die primäre Schädelseitenwand, wenigstens in ihrer unteren Hälfte, ganz zugrunde gegangen, und es hat sich in einiger Entfernung außen davon eine neue Schädelseitenwand gebildet unter Beteiligung des Processus basipterygoideus, der bei den Säugern die Ala temporalis des Keilbeins, oder wenigstens doch den Wurzelabschnitt derselben, bildet.“ Es ist mir bisher nicht bekannt geworden, ob dieses eine endgültige Ansicht Gaupp's ist. Jedenfalls aber würde sie zu der früheren, soeben wiedergegebenen Ansicht des Autors aus 1902, zum größten Teil wenigstens, in scharfem Gegensatze stehen. Denn der Wurzelabschnitt der Ala temporalis ist nichts anderes als der Processus alaris, die sogenannte mediale Wurzel der Ala. Diesen Teil hat aber, wie angegeben, Gaupp früher (1902 und auch noch 1905/06, p. 825) überhaupt nicht zur Ala temporalis gerechnet, sondern zu der medianen Knorpelmasse an der Basis der Orbito-temporalregion, und demgemäß bei der Vergleichung mit dem Processus basipterygoideus und dem Suchen nach einem Homologon desselben bei den Säugern ausdrücklich ausgeschlossen, so daß sich also schließlich die aufgestellte Homologie ausschließlich auf den aufsteigenden Teil der Ala temporalis erstreckte, nicht auch auf die mediale Wurzel derselben, den Processus alaris. Nach dem Inhalte des soeben angeführten Satzes scheint Gaupp aber jetzt gerade den Wurzelabschnitt der Ala, den Processus alaris, welchen er seit 1910 wenigstens zur Ala temporalis rechnet, sogar in erster Linie für das Homologon des Processus basipterygoideus zu halten, während er, wie mir die angeführten Worte aus 1910/11 zu beweisen scheinen, den aufsteigenden Teil der Ala eventuell von dieser Homologisierung sogar ganz auszuscheiden geneigt erscheint. Das wäre aber eine der früheren Ansicht und Vergleichung gerade entgegengesetzte Meinung. — Indessen darf ich nicht weiter darauf eingehen, da eine endgültige Stellungnahme Gaupp's innerhalb der neueren Wendung noch nicht vorliegt. Für mich maßgebend hat also zur Zeit noch Gaupp's Ansicht aus dem Jahre 1902 zu sein, welche ich oben wiedergegeben habe.

Mit dieser Ansicht Gaupp's nun habe ich mich, seitdem ich mir die Frage an eigenen Embryonalserien klar zu machen versucht habe, nie recht befreunden können. Mir hat sich von Anfang an, bei der Durchmusterung meiner Serien, besonders von *Didelphys*, *Lepus* und *Homo*, die Überzeugung aufgedrängt und sehr bald befestigt, erstens: daß der Processus alaris des Säugerchondrocraniums, also die sogenannte mediale Wurzel der Ala temporalis, nicht zur medianen Knorpelmasse der Schädelbasis zu rechnen, sondern ein typischer, nicht bloß scheinbarer Fortsatz derselben ist; zweitens: daß, bei einer Vergleichung mit Einrichtungen am Reptilschädel, als Homologon des Processus basipterygoideus gerade dieser Fortsatz, also die sogenannte mediale Wurzel der Ala temporalis, in erster Linie in Betracht kommt.

Meine Gründe für diese Ansicht sind, daß ich, auf Grund der oben schon kurz mitgeteilten Entwicklungsgeschichte des Processus alaris, die Abschließung der Carotisdurchtrittsstelle zu einem Loche, durch die seitlich von dem Gefäße entstehende Verbindung zwischen Processus alaris und Ohrkapsel (also die Commissura alicochlearis), als einen genetisch sekundären Vorgang erkannte, womit mir der Charakter des Processus alaris als eines typischen Fortsatzes der Schädelbasis klar vor Augen trat; und daß ich ferner glaube, daß alle die von Gaupp zugunsten seiner Homologisierung des aufsteigenden Teiles der Ala temporalis mit dem Processus basipterygoideus angeführten, oben genannten Nervenverhältnisse weit mehr zugunsten einer Homologie zwischen Processus basipterygoideus und Processus alaris, also medialer Wurzel der Ala temporalis, sprechen. In der Tat liegen bei den Säugern, z. B. beim menschlichen Embryo (beispielsweise von $6\frac{3}{4}$ cm Scheitelsteißlänge, s. nebenstehende Textfig. 25, p. 147), das Ganglion Trigemini, der Oculomotorius, Trochlearis und Abducens nicht über dem aufsteigenden Teile der Ala temporalis, welche im wesentlichen und der Hauptsache lateral zur Ebene der Nerven liegt, sondern über dem Processus alaris, also der medialen Wurzel der Ala (man vergl. dazu auch die Textfiguren 19 auf p. 124, und 22 und 23 auf p. 133, vom Kaninchen); und nur der zweite Trigeminusast liegt wirklich über einem Abschnitte des aufsteigenden Teiles der Ala, von welchem er auch in einen Kanal eingeschlossen wird; aber dies kommt ja überhaupt kaum oder weniger in Betracht, da der Nerv, wie Gaupp ja auch hervorhebt, sowieso in seinem Verlaufe abweicht von den Verhältnissen der Reptilien, indem er bei diesen caudal um die Columella (Processus epipterygoideus) herumgeht und dann erst, lateral von dieser, sich vorwärts wendet (einen Verlauf, welcher, wie ich noch zeigen werde, aber auch noch bei Säugern vorkommt, nämlich bei jungen *Didelphys*-Embryonen, von etwa $1\frac{1}{2}$ cm Scheitelsteißlänge, und zwar insofern, als hier der zweite Ast des Trigeminus hinter dem caudalen Rande des aufsteigenden Teiles der Ala temporalis austritt und sich dann, lateral von demselben, nach vorn wendet; so daß einmal zum aufsteigenden Teile der Ala temporalis ein ähnliches Verhältnis des Nerven zustande kommt wie bei den Reptilien zur Columella, und zweitens zum Processus alaris ein ähnliches wie zum Processus basipterygoideus der Reptilien; ein Punkt, auf welchen ich noch zurückkomme, bei der Besprechung der Homologien des Epipterygoids oder der Columella).



Textfig. 25. Aus einem Querschnitte durch den Kopf eines menschlichen Embryos von $6\frac{3}{4}$ cm Scheitelsteißlänge, in der Gegend des Cavum epiptericum, durch den Processus basipterygoideus und das vordere Ende des Ganglion Gasseri. Die Contouren des aufsteigenden Teiles der Ala temporalis sind, soweit sie nicht in dem Schnitte getroffen waren, zum größten Teile durch die gestrichelte Linie eingetragen. Ganz schwarz = Knochen. *III* = Oculomotorius. *IV* = Trochlearis. V_2 = Ramus secundus N. trigemini. *VI* = Abducens.

Also ich finde, daß die Lagebeziehungen der genannten Nerven, vom zweiten Trigeminusaste, auf welchen ich noch zurückkomme, einmal abgesehen, nicht zum aufsteigenden Teile der Ala temporalis im Prinzipe die gleichen sind wie bei den Reptilien zum Processus basipterygoideus, sondern diejenigen zum Processus alaris, also der medialen Wurzel der Ala temporalis; eine Ansicht, welche mir die Vergleichung besonders mit *Hatteria*-Embryonen erhärtete.

So also kam ich zu der Überzeugung, daß der Processus alaris der Säuger, die mediale Wurzel der Ala temporalis, in Wirklichkeit ein typischer, echter Fortsatz der Schädelbasis ist, und daß dieser Fortsatz, und zwar er allein oder doch wenigstens in erster Linie, dem Processus basipterygoideus der Reptilien entspricht.

Dieser Überzeugung habe ich auch schon wiederholt kurz Ausdruck gegeben; so z. B. in meiner Mitteilung über das Parasphenoid der *Didelphys* (1908, Anatom. Anz., Bd. 32), in welcher ich (p. 585 und in Fig. 1 auf p. 586) den Processus alaris dieses Tieres direkt als Processus basipterygoideus bezeichnet habe, nachdem ich ausdrücklich hervorgehoben hatte, daß derselbe dem Processus basipterygoideus der Nonmammalia entspräche; oder in meiner Arbeit über Knorpelbildung in Deckknochen usf. (1909, Archiv f. Anatomie, Suppl.), in welcher ich (p. 33 und 34) den Processus alaris einen Fortsatz des Basisphenoids nenne, „der ohne Zweifel dem Processus basipterygoideus, der Anlagerungsstätte des Processus medialis pterygoidei bei *Hatteria*, entspricht"; oder endlich in meiner Arbeit über das Pterygoid, Palatinum und Parasphenoid der Quadrupeden (1910, Anatom. Anz., Bd. 36), in welcher ich (p. 39), auf Grund meiner Befunde an Kaninchenembryonen, den Processus alaris, die mediale Wurzel der Ala temporalis, dem Processus basipterygoideus vergleiche, mit Ausschluß des aufsteigenden Teiles der Ala[1]; schließlich 1912, in: Verhandl. der anatom. Gesellsch., p. 92 und 93, wo ich zur Begründung meiner Ansicht auch auf das Verhältnis des Fortsatzes zum Os pterygoideum und dem Ramus palatinus der Facialis hingewiesen habe.

Voit ist nun, bei seinen Untersuchungen über das Chondrocranium des Kaninchens (1909, p. 551—557 und p. 560), zu der gleichen Ansicht gekommen wie ich, insofern er erkannt hat, daß, neben dem Foramen caroticum, der ganze Processus alaris des Temporalflügels außerhalb der primären Seitenwand fällt, der Fortsatz „also nicht als ein Anteil der basalen Knorpelmasse, sondern als ein unterhalb der primären Seitenwand lateral vorspringender Fortsatz der basalen Masse erscheint" (p. 553 und 554); daß ferner der Processus alaris der Mammalia dem Processus basipterygoideus der Reptilien zu vergleichen ist. In der letzten Hinsicht heißt es (p. 560): „Aus den vorangehenden Darlegungen ergibt sich, daß der Processus alaris des Temporalflügels dem Processus basipterygoideus der Reptilien homolog zu erachten ist. Es treffen auf ihn genau jene topographischen Lagebeziehungen zu, welche Gaupp für die „Ala temporalis" der Säugetiere im ganzen konstatiert hat." Damit stimme ich in der Sache ja vollkommen überein; muß aber in literarischer Hinsicht dazu bemerken, daß Gaupp, soweit die Mammalia ditremata in Betracht kommen, seinerzeit jene Lagebeziehungen nur zur Ala temporalis in seinem Sinne, d. h. aber nur zum aufsteigenden Teile der Ala konstatiert hat, und gerade nicht zur medialen Wurzel derselben, also zum Processus alaris, welchen Gaupp damals gerade als nicht zur Ala temporalis gehörig bezeichnet und von seinen Erörterungen und Betrachtungen ausgeschlossen hat; also betrafen jene Konstatierungen nicht die Ala temporalis der ditremen Säugetiere im ganzen.

So darf es denn jetzt als gesichert gelten, daß der Processus alaris der Mammalia ditremata ein echter Fortsatz der Schädelbasis ist und das Homologon des Processus basipterygoideus der Nonmammalia darstellt.

Voit hebt dann (1909, p. 560) noch weiter hervor, daß der Processus alaris der Mammalia ditremata bei *Echidna* vollständig demjenigen Skelettstücke entspräche, welches Gaupp bei diesem Tiere „Ala temporalis"

[1] Übrigens findet sich, nebenbei bemerkt, an der zuletzt genannten Stelle ein Irrtum von mir, welchen ich hiermit gutmache: ich habe, an der fraglichen Stelle, gesagt, Gaupp hätte den aufsteigenden Teil der Ala temporalis zusammen mit der medialen Wurzel dem Processus basipterygoideus verglichen; was, wie aus meiner oben gegebenen Darstellung hervorgeht, nicht richtig ist, indem, bis dahin, Gaupp nur und allein den aufsteigenden Teil der Ala temporalis dem Processus basipterygoideus verglich, den Processus alaris aber ausdrücklich von dieser Vergleichung ausschloß.

genannt hat. Das ist auch meine Ansicht, welche auch schon in einer früheren Bemerkung (1910, Anatom. Anz., Bd. 36, p. 40, Anm. 2) von mir mit enthalten ist. Danach hat also Gaupp seinerzeit (1902) bei den Mammalia ditremata und monotremata nicht die gleichen Dinge, sondern zwei ganz verschiedene Teile als „Ala temporalis" bezeichnet: bei den Ditremata nur den aufsteigenden Teil derselben, unter ausdrücklichem Ausschlusse des Processus alaris, bei *Echidna* aber gerade ein dem Processus alaris entsprechendes Skelettstück. Den aufsteigenden Teil der Ala temporalis bei *Echidna* hatte Gaupp seinerzeit als solchen nicht erkannt: er ist gegeben in der von Gaupp entdeckten und beschriebenen, sich vom ventralen Rande der Commissura parietoorbitalis zum lateralen Rande des Processus alaris („Ala temporalis" nach Gaupp) erstreckenden Membrana sphenoobturatoria, oder doch wenigstens, wie aus meinen später darzulegenden Beobachtungen an *Didelphys* hervorgeht, in Teilen derselben. Ich habe dies schon früher gesagt (1910, Anatom. Anz., Bd. 36, p. 40, Anm. 2) und auch Voit ist zu dem gleichen Resultate gekommen. Es heißt bei ihm (1909, p. 561): Es scheint „mir durchaus wahrscheinlich zu sein, daß die aufsteigende Platte der Ala temporalis im wesentlichen der von Gaupp bei *Echidna* beschriebenen Membrana sphenoobturatoria entspricht".

Da nun der Processus basipterygoideus der Nonmammalia bei den Mammalia sein Homologon in dem Processus alaris, also der medialen Wurzel der Ala temporalis, hat, so muß der aufsteigende Teil der Ala, welchen Gaupp dem Processus basipterygoideus verglichen hatte, anders gedeutet werden. Nach Lage der Dinge sind da zwei Möglichkeiten gegeben: entweder ist der aufsteigende Teil der Ala der Abkömmling, d. h. das direkte Homologon eines bei den Nonmammalia selbständigen, knorpelig vorgebildeten Skelettstückes, in welchem Falle wohl nur das Epipterygoid, die sogenannte Columella, als Vergleichsobjekt in Betracht kommt; oder er ist hervorgegangen aus einer sekundären progressiven Entwicklung des Processus alaris, also des Processus basipterygoideus, d. h. also ein sekundärer Abkömmling dieses Fortsatzes. Ich habe mich früher schon wiederholt (z. B. 1910, Anatom. Anz., Bd. 36, p. 39; und 1912, Verhandl. der anatom. Gesellsch., p. 89—97) für die erste der beiden Möglichkeiten entschieden, also für die Annahme, daß der aufsteigende Teil der Ala temporalis dem Epipterygoid (Columella) der Nonmammalia entspricht, also ein Abkömmling des Palatoquadratums ist, insonderheit seiner Pterygopalatinspange. Ich komme unten, bei der Besprechung des Palatoquadratums, noch einmal darauf zurück. Nimmt man diese Vergleichung an, dann wird man in allen denjenigen Fällen, in welchen bei Mammalia ditremata der Knorpel des Processus alaris und derjenige des aufsteigenden Teiles der Ala temporalis in der Ontogenese zunächst voneinander getrennt sind, den ursprünglichen Zustand erblicken; dagegen da, wo Processus alaris und aufsteigender Teil der Ala ihre Knorpeln in der Ontogenese von vornherein in Zusammenhang zeigen, ein sekundäres Verhältnis. Umgekehrt natürlich, wenn man die zweite der beiden oben genannten Möglichkeiten annimmt. Nun findet sich der (in der Ontogenese) von vornherein gegebene kontinuierliche knorpelige Zusammenhang zwischen Processus alaris und aufsteigendem Teile der Ala temporalis gerade bei Formen, welche sonst im allgemeinen tief stehen; so scheint es z. B. bei *Didelphys*, vielleicht auch, wenigstens teilweise, bei *Erinaceus* der Fall zu sein; während bei höher stehenden Formen die anfängliche Trennung durch ein eingeschobenes, nicht knorpeliges Gewebe die Regel zu sein scheint (so z. B. beim Menschen, Kaninchen, bei der Katze usf.). Man könnte nun einwerfen, das spräche eben gegen die oben aufgestellte Annahme, daß der aufsteigende Teil der Ala temporalis ein selbständiges, und vom Processus alaris (basipterygoideus) genetisch unabhängiges Skelettstück ist. Indessen kann die Berechtigung dieses Einwandes doch bezweifelt und demselben vielleicht mit folgender Erwägung begegnet werden: Man kann sich vorstellen, daß bei jenen höheren Formen die angenommene phylogenetisch ursprüngliche Trennung der beiden Skelettstücke auch in der Ontogenese zunächst noch erhalten geblieben ist, und zwar unter dem Einflusse gewisser Bedingungen, welche durch die bei den höheren Formen statthabende Steigerung des Gehirnwachstums gegeben werden; während es bei dem geringeren Hirnwachstume der niedrigeren Formen zu einer sehr frühzeitigen, noch vor dem Knorpelstadium erfolgten Verschmelzung oder gar zu einer sogenannten primordialen Fusion, d. h. zu einer bereits im Blastemstadium,

also ontogenetisch ab origine gegebenen Vereinigung, gekommen wäre. Indessen: ehe man darüber bestimmter urteilen kann, müssen zuvor noch eingehendere Untersuchungen über die Frage stattfinden, bei welchen Formen die Knorpel der beiden Skelettstücke anfangs getrennt und bei welchen dieselben von vornherein vereinigt sind, und zwar unter Berücksichtigung der systematischen Stellung der untersuchten Formen.

Für *Echidna* bleibt, unter der von mir vertretenen Annahme, nichts anderes übrig als anzunehmen, daß bei ihr der Knorpel des aufsteigenden Teiles der Ala sekundär ganz zurückgebildet und seine Stelle durch einen Teil der Membrana sphenoobturatoria eingenommen worden ist. Ich habe das schon früher ausgesprochen (1910, Anatom. Anz., Bd. 36, p. 40, Anm. 2) und kann in der allgemein tiefen Stellung des Tieres keinen Grund gegen diese Vorstellung erblicken; denn: wenn auch die rezenten Monotremata im allgemeinen tief stehen und sogar noch mancherlei Reptilmerkmale oder nahe Anklänge an solche bewahrt haben (wie vor allem in der polylecithalen Beschaffenheit und dem von derselben abhängigen meroblastischen Charakter ihrer Eizelle, in der Tatsache der Eiablage, in der Cloake, im Brust-Schultergürtel, in der Form der Hinterhauptskondylen, u. s. f.), so haben sie sich, als rezente Formen, andererseits doch weit von ihrem Ausgangspunkte entfernt und sich, in ihrer langen Geschichte, ganz selbständig und einseitig fortentwickelt und umgebildet, so daß man, ganz ohne Rücksicht auf ihre sonstige Stellung im allgemeinen, im besonderen Regressionen und Umbildungen erwarten kann und darf, welche weiter fortgeschritten sind als bei den genetisch ja wohl jüngeren Ditremata, ja selbst solche, welche den letzteren ganz fehlen. Ich stimme also, im Gegensatze zu Gaupp (1902, p. 206), van Bemmelen zu, wenigstens im allgemeinen, wenn er (1901, p. 245/777) den im Gebiete der Membrana sphenoobturatoria entstehenden Knochen, welchen er den großen Keilbeinflügel oder Alisphenoid nennt, für einen „Knorpelknochen mit rückgebildetem Knorpelsubstrat" erklärt[1]. Das Nähere behalte ich mir für eine besondere Darstellung der Entwicklung der Ala temporalis bei *Didelphys*, *Erinaceus*, *Lepus* und *Homo* vor.

8. Die Lage des vorderen Abschnittes des Cavum cranii zur Nasenhöhle und zum Septum interorbitale; die Bedeutung derselben für die phylogenetische Weiterentwicklung des Amniotenschädels in der Säugerreihe, insbesondere bei den Primaten. Eine weitere, mit der Ausbildung des Septum interorbitale in Zusammenhang stehende, in diesem Zusammenhange schon von Gaupp (1900, Anatom. Hefte, Bd. XV, p. 560—562) berührte Frage knüpft sich an das gegenseitige Lageverhältnis zwischen Nasenkapsel bezw. Nasenhöhle, vorderstem Abschnitte des Cavum cranii und Septum interorbitale.

Ich gehe dabei von dem Menschen aus, als dem uns am meisten interessierenden und auch am besten bekannten Objekte.

Bekanntlich liegt beim Menschen das Cavum cranii mit seinem vordersten Abschnitte, der sogenannten vorderen Schädelgrube, über der Nasenhöhle und den seitlich von dieser gelegenen Orbitae: der Hirnschädel überlagert den Gesichtsschädel. Je weiter wir nun, vom Menschen aus, in der Tierreihe abwärts gehen, um so mehr tritt diese Überlagerung des Gesichtsschädels durch den vorderen Teil des Hirnschädels zurück und hört schließlich ganz auf, so daß das Cavum nasi und Cavum cranii in der gleichen Flucht caudal hintereinander liegen, so wie es z. B. die bekannten Abbildungen in Wiedersheim's vergleichender Anatomie (6. Auflage, p. 135 und 136) darstellen.

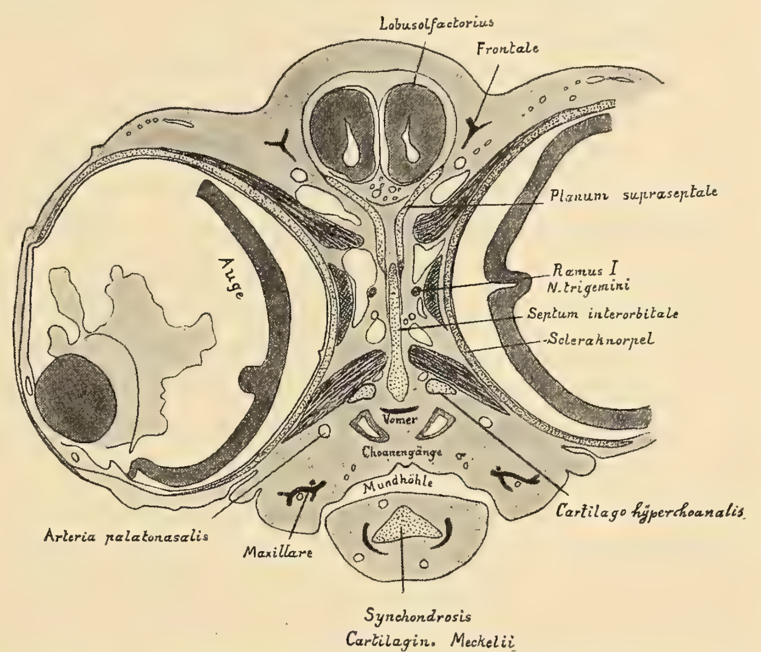
Ich habe mir nun die Frage vorgelegt, wie konnten jene Verhältnisse des Menschen in der Phylogenese erreicht werden, d. h. auf welchem Wege; und welche Vorbedingungen mußten in der Phylogenese des Schädels geschaffen werden, damit die Weiterentwicklung schließlich eine Richtung auf die menschlichen Verhältnisse von heute hin einschlagen konnte.

[1] van Bemmelen sagt (p. 245/777) wörtlich: „Ich möchte hier noch die Bemerkung einflechten, daß, obwohl die beiden oben genannten spät auftretenden Knochenbildungen nicht in Knorpel vorgebildet sind, und also durch Membranverknöcherung zustande kommen müssen, sie m. E. nicht mit wirklichen Deckknochen ohne weiteres gleichgestellt werden dürfen. Es sind sozusagen Knorpelknochen mit rückgebildetem Knorpelsubstrat."

Betrachten wir zunächst noch einmal kurz die Verhältnisse des *Chelone*-Craniums, wie sie in meinem Modelle dargestellt sind (Fig. 2, Taf. 2, Fig. 5, Taf. 6, Fig. 7, Taf. 5). Der vorderste, über dem Septum interorbitale gelegene Teil des Cavum cranii verjüngt sich nach vorn zu immer mehr und schließt, auf ganz geringen Umfang reduziert, mit der Ebene des caudalen Randes der Nasenkapsel ab. Auch die Ossa frontalia, welche diesen Teil der Schädelhöhle von oben her bedecken, endigen an dieser Stelle, also etwa am caudalen Rande der Nasenkapsel.

Denken wir uns nun die Ossa frontalia an dem Modelle nicht, wie in Wirklichkeit, nahezu horizontal gelagert, sondern mehr der Senkrechten genähert aufgerichtet, so würde zwar der vordere Teil des Cavum cranii außerordentlich erweitert, aber wir hätten trotzdem noch lange nicht die Verhältnisse des Menschen: denn die Ossa frontalia und das ganze Cavum cranii lägen immer noch caudal von der Nasenhöhle und nicht, mit ihrem vorderen Teile, über derselben.

Eines aber fällt am *Chelone*-Cranium, wie an jedem Reptilcranium, auf: nämlich daß der ganze vordere Abschnitt des Cavum cranii mit seinem B o d e n in gleicher dorsaler Höhe liegt wie die Nasenkapsel mit ihrem D a c h e. D. h.: Nasenkapsel bezw. Nasenhöhle und Cavum cranii liegen zwar noch typischerweise, in oro-caudaler Richtung, hintereinander, aber der vordere Abschnitt des Cavum cranii liegt bereits höher als die Nasenkapsel und Nasenhöhle, wie man dies auch aus nebenstehender Textfig. 26 ersehen und erkennen kann. Es kann wohl keinen Zweifel daran geben, daß dies die erste Vorbedingung ist der phylogenetischen Möglichkeit, eine Entwicklungsrichtung gegen die Säuger- und schließlich Menschenverhältnisse hin einzuschlagen. Warum? Sobald nämlich der vorderste Teil des Cavum cranii und die Nasenkapsel bezw. Nasenhöhle in verschiedener dorsaler Höhe lagen, derart, daß der Boden des ersteren dem Dache der letzteren in der Höhenlage gleich kam, konnte eine allmähliche Übereinanderlagerung, oder besser Übereinanderschiebung, des vordersten Teiles des Hirnschädels mit dem entsprechenden Teile des Cavum cranii und der Nasenkapsel mit Nasenhöhle erfolgen; denn die Nasenkapsel stand dem Vorrücken des Cavum cranii und Hirnschädels nicht mehr im Wege. Beide konnten gleichsam, entlang der Dorsalfläche der Nasenkapsel, aneinander vorbeigleiten. In der Tat ist dies in der Reihe der Säuger erfolgt, und zwar durch Kombination zweier verschiedener Vorgänge: erstens durch starke sekundäre Ausdehnung der Nasenkapsel, als Folge der Entfaltung der Ethmoturbinalregion; zweitens durch allmähliches Vorrücken des vordersten Teiles des Cavum cranii und damit des Hirnschädels, als Folge zunehmender Entfaltung und Vergrößerung der Großhirnhemisphären, insbesondere der Stirnlappen derselben. Beide Vorgänge, in entgegengesetzter Richtung wirksam, mußten allmählich zu einer Übereinanderlagerung des vorderen Teiles des Hirnschädels und der Nasenhöhle (nebst der beiden, der letzten in der Reihe der Säuger seitlich angeschlossenen Orbitae) führen; ein Prozeß, welcher bekanntlich erst in der Reihe der Primaten einem Endziele entgegengeführt wurde und erst beim hochstehenden *Homo sapiens* einen gewissen Abschluß, jedoch mit starker individueller Variation, erreicht.



Textfig. 26. Querschnitt durch den Kopf eines Embryos der *Chelone imbricata* mit 10,7 mm Msl (Mittelhirnhöcker—Schnauzenspitzenlänge), in der vorderen Augengegend, im Bereiche der Choanengänge, der Cartilago hyperchoanalis, des Skleraknorpels und der Symphyse der beiden Meckelschen Knorpeln.

Wie das letztere geschehen ist und geschieht, hat Schwalbe, gelegentlich seiner Untersuchungen an dem Schädel des Neanderthalmenschen, genau verfolgt und in einleuchtender, klarer Weise erörtert und dargestellt (1901 a und namentlich 1901 b). An der zuletzt genannten Stelle (Verhandl. der anatom. Gesellsch. 1901) gibt Schwalbe, namentlich anläßlich der Erörterung und genauen Bestimmung des Begriffes „fliehende Stirne", eine klare Darstellung und ein außerordentlich anschauliches Bild der Art und Weise, in welcher sich die Schädelform des rezenten Menschen von derjenigen des Neanderthalers, weiterhin von derjenigen eines höher stehenden Affen unterscheidet; sowie der Vorgänge, welche sich abspielen mußten, um die Schädelform eines Affen in diejenige des Menschen überzuführen.

Schwalbe zeigt, daß die sogenannte „fliehende Stirn" weniger auf geringerer Wölbung bezw. Krümmung der Stirnbeinschuppe beruht als vielmehr auf einer bedeutenderen Neigung gegen die Horizontale. Dies zu erkennen ist vor allem die Größe des Bregmawinkels und des Stirnwinkels zu berücksichtigen, und diese Größe hängt ab von dem Grade der Aufrichtung des Stirnbeines. — Noch beim Neanderthalmenschen nimmt der das Gehirn enthaltende Schädelraum in viel geringerem Maße an der Bildung des Orbitaldaches teil als beim rezenten Menschen, indem das Orbitaldach in sehr großer Ausdehnung vorn und lateral nur von den lateralen Abschnitten des Torus supraorbitalis gebildet wird, die das Stirnhirn deckende Pars cerebralis des Stirnbeins dagegen sich nur in geringem Maße an seiner Bildung beteiligt. Der vordere Teil des Orbitaldaches springt schnabelartig vor und ebenso der darüber gelegene Teil des Cavum cranii (Supraorbitalschnabel). Das erinnert außerordentlich an die Verhältnisse der Affen (*Macacus nemestrinus* und Schimpanse); und zwar steht der Neanderthalmensch in diesem Punkte den (genannten) Affen viel näher als dem rezenten Menschen. Bei dem letzteren nämlich ist vom Vorhandensein eines Supraorbitalschnabels keine Rede mehr. Dies kommt daher, daß beim rezenten Menschen die Stirnbeinschuppe steil aufsteigt, so daß, das Orbitaldach als Horizontale genommen, ihr vorderster Teil zum Orbitaldache nahezu senkrecht steht.

Unter Berücksichtigung der Verhältnisse auch in dem hinteren Teile des Schädels kommt Schwalbe zu folgendem Ergebnisse: der Affenschädel ist durch relativ kleineren Bregma- und Lambdawinkel, durch eine geringe Höhe des Schädels ausgezeichnet. Diese Höhe hat beim Menschen, durch allmähliche Aufrichtung der Stirnbeinschuppe und der Oberschuppe des Hinterhauptsbeines, zugenommen; dadurch wiederum hat das Scheitelbein mehr Raum zur Entfaltung in sagittaler Richtung gewonnen und seinen Sagittalbogen vergrößert, oft so, daß derselbe denjenigen des Stirnbeins übertrifft; und daraus endlich resultiert die größere Längenentfaltung des Margo sagittalis im Vergleich zum Margo temporalis.

So wird es also, nach den einleuchtenden Auseinandersetzungen Schwalbe's, leicht verständlich, wie die menschliche Schädelform allmählich aus der tierischen, insbesondere derjenigen der dem Menschen am nächsten stehenden Tiere, der höheren Affen, hervorgehen konnte.

Alle diese Vorgänge nun aber setzen eine Vorbedingung als unerläßlich voraus: nämlich daß der Boden des vorderen Teiles des Cavum cranii, also der vorderen Schädelgrube, in gleicher Höhe gelegen ist mit dem Dache der Nasenkapsel und der Orbita. Ohne diese Vorbedingung, neben einiger gleichzeitig nebenhergehender Nebenbedingungen, wären alle jene Vorgänge, welche ihre Vorläufer und Anfänge schon in der Reihe der unter den Primaten stehenden Mammalia haben, nicht möglich gewesen. Dies ist aber ein Problem, welches nicht allein den Menschen und die Primaten überhaupt, selbst nicht einmal die Mammalia allein angeht, sondern den ganzen Stamm der Amnioten, indem schon an der Wurzel desselben auch die Wurzel und Anfänge jener Vorbedingung geschaffen worden sind. Denn im ganzen Amniotenstamme ist es realisiert, daß der Boden des vorderen Abschnittes der Schädelhöhle, wenn auch nicht immer in gleicher Höhe mit dem Dache der Nasenkapsel, d. h. nicht immer schon so hoch wie dieses, so doch stets höher liegt als der Boden der Nasenhöhle; und zwar ist hier selbstverständlich der Boden der primären Nasenhöhle, nicht etwa des eventuell vorhandenen Ductus nasopharyngeus gemeint. Will man dies genetisch ausdrücken, so muß man sagen, daß der Boden des

vorderen Abschnittes des Cavum cranii über die Ebene des Bodens der Nasenhöhle hinaus in die Höhe gehoben worden ist; also sekundär diese höhere Lage eingenommen hat.

Die Ursache dieses Zustandes und Vorganges ist leicht zu erkennen: es ist der tropidobasische Charakter des Knorpelschädels. Die Ausbildung der Tropidobasie also, die Ausbildung eines Septum interorbitale, ist es gewesen, welche den vorderen Teil des Cavum cranii allmählich in die Höhe gehoben hat; bei vielen Formen, z. B. den Reptilien, so hoch, daß der Boden des Cavum cranii vorn in gleicher Höhe mit dem Dache der Nasenkapsel liegt; bei anderen, wie bei den tiefer stehenden Mammalia, nicht ganz so hoch, so daß nur der caudale Teil der Lamina cribrosa ossis ethmoidalis horizontal gelagert und zum Boden des Cavum cranii gehörig ist, die übrigen Teile derselben aber mehr oder weniger senkrecht stehen und die vordere Wand bilden helfen, welches allerdings z. T. durch die außerordentliche Entfaltung der Ethmoturbinalregion veranlaßt ist. Aber es ist, wenn man den Schädel, etwa einer *Didelphys* oder irgend eines Carnivoren, auf dem Medianschnitte betrachtet, ganz unverkennbar, daß der Boden der vorderen Schädelgrube gegen den Boden der primären Nasenhöhle um ein Beträchtliches in die Höhe gehoben ist. Bei den höheren Primaten, den Affen und dem Menschen, kommt nun, mit der wesentlich geringeren Entfaltung der Ethmoturbinalregion, welches die Folge entweder einer Rückbildung oder, wenigstens im allgemeinen, d. h. von einigen geringfügigeren Rückbildungen im besonderen abgesehen, des Verharrens auf einer ursprünglicheren Stufe ist, auch der vordere Teil der Lamina cribrosa horizontal, oder wenigstens annähernd horizontal zu liegen, d. h. in gleiche Höhe mit dem caudalen[1]; dem Vorrücken des Gehirns und damit des Cavum cranii war damit von dieser Seite kein Widerstand mehr entgegengestellt; ein Vorgang, zu dem sich dann noch die angegebene Aufrichtung des Frontale hinzugesellt.

Die Tropidobasie nun, welche also die Erhebung des Bodens des vorderen Teiles des Cavum cranii über die Ebene des Bodens der Nasenkapsel hinaus nach oben zu bewirkt hat, ist selbst wieder die Folge eines anderen Vorganges, nämlich der an der Wurzel des Amniotenstammes erfolgten mächtigen Zunahme der Entfaltung und Vergrößerung der Augäpfel. Größe und Ausbildungsgrad der Augäpfel aber hängen, wie Rabl (1898, p. 496), im Anschlusse an Leuckart, bemerkt, mit der Schnelligkeit des Tieres aufs engste zusammen: „Je größer die Schnelligkeit eines Tieres ist, um so vollkommener ist auch im allgemeinen sein Sehvermögen" (Rabl, a. a. O.). Da nun die Schnelligkeit eines Tieres ihrerseits hinwiederum mit einem anderen, viel umfassenderen Faktor zusammenhängt, nämlich der Lebensweise (im weitesten Sinne des Wortes), so haben wir hier für einen Prozeß, welcher erst in der Reihe des Menschen seine höchste und letzte Frucht zeitigt, die Ursachen zurückverfolgt bis an die Wurzel der Amnioten: wir kommen, auf Grund des Gesagten, notwendigerweise zu dem Schlusse, daß sich hier, am Anfange des Amniotenstammes, und zugleich als Wurzel desselben, Formen ausgebildet haben müssen, welche, infolge ihrer Lebensweise, zu relativ großer Schnelligkeit gezwungen waren und somit auch befähigt wurden; welche dadurch allmählich eine Vervollkommnung ihres Auges, einhergehend mit allmählicher Vergrößerung der Augäpfel, schließlich bis zu relativ außerordentlicher Größe, erfuhren; dadurch nun wieder allmählich einen tropidobasischen Charakter ihres Schädels, also einen Schädel mit Interorbitalseptum, erwarben, und endlich, durch diesen Vorgang, nun eine allmählich, gleichzeitig und gleichgerichtet mit der Ausbildung des Interorbitalseptums sich vollziehende Verlagerung des vorderen Teiles des Cavum cranii in dorsaler Richtung, indem die sich vergrößernden Bulbi oculi den ursprünglich zwischen ihnen gelegenen Teil der Schädelhöhle und den darin befindlichen Hirnabschnitt allmählich immer mehr in die Höhe hoben; ein Vorgang, welcher gleichzeitig mit einer allseitigen Reduktion der Größe und Weite des vorderen Schädelhöhlenteiles, mit einer Zurückdrängung der Hauptmasse des Gehirns in caudaler Richtung und der Ausziehung der Lobi

[1] Bekanntlich macht sich das auch an der Stellung der Ethmoturbinalia geltend: So sind dieselben, wie Wiedersheim (Vergleichende Anatomie, Aufl. 6, p. 324) sagt, „bei Quadrupeden, entsprechend der noch mehr oder weniger steil aufgerichteten Siebplattte, von hinten nach vorne, beim Menschen aber, sowie bei fast allen Primaten von oben nach unten, in Querreihen angeordnet, welche mit dem Gaumendach eine parallele Richtung gewinnen können."

olfactorii zu langgestreckten strangartigen Gebilden verknüpft war. — Hier liegt also der Anfang, die Wurzel jener Vorgänge, welche dann, nach langen phylogenetischen Zeiträumen, in der Reihe der Primaten, am Ende derselben und über den Weg der „fliehenden Stirne", zur aufrecht stehenden, „gewölbten" Stirne des *Homo sapiens* geführt haben.

Ich will noch kurz folgendes bemerken: Wenn ich vorhin gesagt habe, an der Wurzel des Amniotenstammes müßten wir Tiere als gemeinsame Stammform aller Amnioten annehmen, welche durch die Befähigung zu großer Schnelligkeit ausgezeichnet gewesen seien, und zwar so, daß sie diese Fähigkeit als etwas Neues im Hinblick auf ihre amphibienartigen Vorfahren erworben hätten, so möchte ich den Begriff „Schnelligkeit" nicht zu eng aufgefaßt wissen, d. h. nicht etwa nur die Schnelligkeit der Fortbewegung des Tieres, also etwa die Schnelligkeit im Laufen, darunter verstanden wissen; es wäre nämlich sehr wohl möglich, daß es sich damals nicht nur um diese allgemeine Schnelligkeit in der gesamten Fortbewegung des Tieres, oder um diese sich vielleicht überhaupt nicht gehandelt hätte, sondern vielmehr um eine nur einzelne, und zwar nicht der eigenen Fortbewegung des Tieres, sondern der Ergreifung der Beute dienende Teile betreffende erhöhte Schnelligkeit; also eine Erhöhung der Schnelligkeit etwa des Kopfes und Halses, sowie einzelner Teile derselben, etwa der Kiefer, der Zunge u. dergl., durch welche die Schnelligkeit der Bewegungen des ganzen Kopfes mitbetroffen wurde, aber nicht diejenige der Extremitäten mitbetroffen werden brauchte. Also, um es an einem Beispiele klar zu machen: wie etwa bei dem *Chamaeleon*, welches, selbst sehr langsam und träge sich fortbewegend[1], doch durch die große Schnelligkeit seiner Zunge seine sehr flüchtige Beute zu erhaschen weiß; welches wohl der Grund ist, daß auch dieses sonst so träge Tier in der Organisation seiner Augen dem Reptiltypus folgt, ja sogar durch ganz besondere, hochstehende Organisationsverhältnisse ausgezeichnet ist, z. B. durch eine auffallend mächtige Entfaltung des Ringwulstes der Linse (s. Rabl, 1899, p. 285), durch die Fähigkeit, jedes Auge für sich allein bewegen zu können, usf. — Ich lasse es also dahingestellt, und diese mehr untergeordnete Spezialfrage unerörtert und unentschieden, um welche Art von Schnelligkeit es sich gehandelt haben möge, deren Erhöhung wir an der Wurzel des Amniotenstammes annehmen müssen. Im übrigen erinnere ich hier auch an Rabl's Unterscheidung zwischen absoluter und relativer Geschwindigkeit, sowie an seine Ausführungen über die Akkomodation und die mehr oder weniger große Schnelligkeit derselben (Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 67, Bau und Entwicklung der Linse; V. Säugetiere. Rückblick und Schluß. p. 1—138).

Daß wir die genannten Vorgänge, die Emporhebung des Bodens des vorderen Teiles der Schädelhöhle über die Ebene des Bodens der Nasenkapsel hinaus, an die Wurzel des Amniotenstammes verlegen müssen, lehrt einmal die Tatsache, daß alle Amnioten ein Septum interorbitale, also einen tropidobasischen Schädel, mit allen seinen eigentümlichen Begleiterscheinungen, haben[2]; zweitens die Tatsache, daß die Amphibien dies alles noch nicht haben, sondern einen homalo- oder platybasischen Schädel. Diese Schädelform ist, wie man sich jederzeit, am leichtesten an dem von Gaupp hergestellten Modelle des Froschcraniums, überzeugen kann, dadurch ausgezeichnet, daß sich das Cavum cranii unverschmälert (oder wenigstens nahezu unverschmälert), zwischen den Augäpfeln nach vorn erstreckt, bis an die Nasenkapsel heran, und zwar derart, daß sich der Boden des Cavum cranii unmittelbar an den Boden, seine Decke dagegen unmittelbar an die Decke der Nasenkapsel anschließt, daß also Cavum cranii und Cavum nasale in einer Flucht, rein caudal hintereinanderliegen.

[1] Brehm gibt eine sehr anschauliche und schöne Schilderung des Verhaltens des Tieres beim Fangen und etwaigem Verfolgen der Beute (Brehm's Tierleben, zweite Auflage).

[2] Ein knorpeliges Septum interorbitale fehlt mitunter, ohne daß dadurch der tropidobasische Charakter des Schädels Einbuße erlitte oder verloren ginge, so z. B. bei Schlangen, in welcher Gruppe Peyer an *Vipera aspis* folgendes gefunden hat: „Es ist . . . kein knorpliges Septum interorbitale vorhanden. Der tropidobasische Charakter des Schädels ist trotzdem gut ausgeprägt, namentlich im Grundriß der Orbitotemporalregion, der eine breitere hintere und eine schmale vordere Partie erkennen läßt" (p. 616). Ähnliches gibt Gaupp (1905/06, p. 791) für *Tropidonotus* an, und ich kann dies, auf Grund meiner eigenen Serien, bestätigen. Es unterbleibt die Knorpelbildung in dem Bereiche des Septums.

das Cavum cranii also nicht gegen das Cavum nasale, und Boden und Decke jenes nicht gegen Boden und Decke dieses in dorsaler Richtung verschoben, d. h. in die Höhe gehoben sind.

An einem solchen platybasischen Schädel nun hätte niemals eine Übereinanderschiebung des Cavum cranii und Cavum nasale, also, im weiteren Sinne, des Gesichts- und Gehirnschädels, nach Art des Mammaliencraniums, erfolgen können, wie ein Blick auf das Froschcranium sofort lehrt und überzeugt: das Gehirn, insbesondere sein hier in Betracht kommender vorderer Teil, liegt ja genau so tief wie die Höhle der Nase. Damit eine Übereinanderschiebung stattfinden, oder zunächst einmal einsetzen und anfangen konnte, mußte zunächst der vorderste Teil des Cavum cranii und damit des Gehirnes in die Höhe gehoben werden, so hoch hinauf, daß es mit seinem Boden in gleiche Höhe mit dem hinteren Teile des Daches der Nasenkapsel zu liegen kam. Und dies eben ist durch die Ausbildung der Tropidobasie erreicht worden, und zwar, wie wir gesehen haben, schon an der gemeinsamen Wurzel des ganzen Amniotenstammes, damals, als sich, in grauer Vorzeit, im Paläozoicum, aus dem homalo- oder plattbasischen Amphibien-, insbesondere Stegocephalenschädel der erste tropidobasische Amnioten- oder Amniotenvorfahrenschädel herausbildete.

So weit also reichen zeitlich, in ihren Anfängen und ihrem Werden, die Vorbedingungen zurück, welche erfüllt sein mußten, als, in der Reihe der Primaten, unter neuen, im Anschlusse an vorausgegangene, aber notwendigerweise aufgetretene Bedingungen, eine neue Entwicklungsrichtung, veranlaßt durch eine außerordentliche Vergrößerung des Hemisphärenhirnes, insbesondere seines Lobus frontalis, einsetzte, deren Endresultat die starke Aufrichtung des Frontale, und damit die vollkommene Überlagerung des Gesichtsschädels durch den Hirnschädel beim Menschen auf seiner höheren Stufe ist.

Am Schlusse dieses Abschnittes möchte ich noch folgendes hervorheben.

Wenn ich in den obenstehenden Zeilen die Ausbildung des tropidobasischen Charakters des Amniotenschädels als eine wesentliche und unerläßliche Vorbedingung der Entwicklungsrichtung bezeichnet habe, welche die gegenseitige Lage des Gehirn- und Gesichtsschädels in der Reihe der Primaten genommen hat, und von dieser Vorbedingung allein gesprochen habe, so sei hier noch besonders betont, daß ich damit nicht etwa die Ansicht ausgesprochen haben will, als sei jene Vorbedingung die einzige, welche für die Möglichkeit der betreffenden Entwicklungsrichtung erforderlich war, oder auch als stelle sie den einzigen Faktor dar, welcher, neben der Aufrichtung des Frontale und der Übereinanderschiebung des Gesichts- und Hirnschädels, schließlich die Verhältnisse des rezenten Menschen, mit der steil aufgerichteten Stirne, hervorgerufen hat. Es kommen vielmehr dabei noch eine ganze Reihe anderer Vorgänge, welche sich mehr oder weniger gleichzeitig abgespielt haben, mit in Betracht. Ich nenne nur folgende: 1. Eine Verlagerung der Augen und Augenachsen aus einer ursprünglich mehr caudalen Lage und einer mehr lateralwärts gerichteten Stellung der Achsen in eine mehr orale Lage der Bulbi und eine mehr vorwärts gerichtete Stellung der Achsen der Bulbi; ein Vorgang, durch welchen die Augen aus einer zur Nasenhöhle caudal befindlichen Lage in eine Lage neben der Nasenhöhle, zu beiden Seiten derselben, übergeführt wurden. Dadurch wurde es möglich, daß der Hirnschädel und das Cavum cranii cerebrale, bei ihrer sekundären Ausdehnung und Verschiebung nach vorn zu, sich nicht allein über die Nasenhöhle, sondern auch über die beiden, neben derselben gelegenen Orbitae hinweg vorschoben und ausdehnten, wie wir das ja beim Menschen in so ausgesprochenem Maße antreffen. — 2. Eine Reduktion der Nasenhöhle und vor allem der Riechwülste (Nasenmuscheln). Durch diesen Vorgang wurde erzielt, daß am Schädel die Nasengegend an und für sich schon nicht mehr so stark über das Bereich des vorderen Endes des Cavum cranii cerebrale nach vorn hinausragte, wie es ursprünglich der Fall gewesen sein wird, und wie wir es bei zahlreichen heute lebenden Mammalia in auffallendem Maße sehen, z. B. bei *Didelphys*. Dabei ist allerdings folgende Erwägung nicht zu umgehen: Es ist wohl zweifellos gewiß, daß das Geruchsorgan des Menschen und der übrigen Primaten ein Reduktionsprodukt ist, daß vor allem die Riechwülste (Nasenmuscheln) in der zu den Primaten führenden Reihe, und dann noch in diesen selbst, eine Reduktion erfahren haben, vor allem auch eine Reduktion in der

Zahl. Andererseits aber ergibt sich aus einer Vergleichung mit den Verhältnissen der Reptilien, welche, in den lebenden Formen, doch nur eine echte Muschel haben (und zwar das Homologon des Maxilloturbinale der Mammalia), daß die Promammalia und die ersten, niedrigsten Mammalia zweifellos nur eine geringe Zahl Riechwülste gehabt haben können, so daß also die außerordentliche Entfaltung der Wülste und die Zunahme ihrer Zahl erst innerhalb der Reihe der Säuger stattgefunden hat. Da liegt nun von vornherein die Frage sehr nahe, wie es in dieser Hinsicht um die Vorfahren der Primaten bestellt gewesen sein möge: ob dieselben es überhaupt jemals zu einer wesentlich größeren Zahl von Riechwülsten, als heute die Primaten besitzen, gebracht hatten, oder ob sie nicht vielmehr von vornherein auf einer mittleren, also noch relativ primitiven Stufe stehen geblieben sind, so daß also in dem letzten Falle das Maß der später stattgehabten Reduktion nicht so sehr groß gewesen sein mußte, ja überhaupt nicht sehr groß sein konnte bis zur Erreichung des heutigen Zustandes, jedenfalls wesentlich geringer sein mußte und auch gewesen ist als beim Zutreffen des ersten Falles, d. h. wenn die Vorfahren auch der Primaten, vom Zustande der Ursäuger ausgehend, eine große Anzahl von Riechwülsten erworben hatten und besaßen; mit einem Worte: es fragt sich, ob die Primaten, trotz zweifellos stattgehabter Reduktion, in der geringen Entfaltung der Zahl ihrer Riechwülste, nicht doch einen gewissen primitiven Zug bewahrt hätten, indem eben in ihrer Vorfahrenreihe es niemals eine so außerordentliche Entfaltung der Riechwülstenzahl gegeben hätte, wie sie in vielen anderen rezenten Mammalien besteht. Ich lasse diese Frage offen und betone nur noch einmal, daß auch ich der Ansicht bin, daß auf alle Fälle auch in der Primatenreihe Reduktionen an den Riechwülsten stattgefunden haben; und daß nur strittig ist das Maß derselben, und zwar mit Rücksicht auf den Ausgangszustand, welcher eben noch nicht ganz feststeht. — 3. Eine Reduktion der Zähne und damit der Processus alveolares der Kieferbeine, wie der Kieferknochen überhaupt. Durch diesen Vorgang trat beim Menschen auch die Mund- und Schnauzengegend mehr und mehr zurück, wobei sich andererseits das Kinn allmählich ausbildete, als Folge jener Reduktion an den Zähnen und den Processus alveolares des Unterkiefers (P. Albrecht, 1883 c).

Die unter 2 und 3 genannten Vorgänge bewirkten beim Menschen ein starkes Zurücktreten des Gesichtsschädels in orocaudaler Richtung, so daß das Vortreten desselben nach vorn zu von der vorderen Ebene des Hirnschädels überhaupt auch dann nicht mehr so groß wäre wie in den tiefer stehenden Mammalien, wenn die Überschiebung des Gesichtsschädels durch den Hirnschädel nicht stattgefunden hätte. Die letzten beiden Vorgänge also haben ganz besonders die Ergänzung des typischen Bildes, das uns in der Übereinanderlagerung des Gesichts- und Hirnschädels und in der aufgerichteten, steilen Stirne des rezenten Menschen entgegentritt, bewirkt.

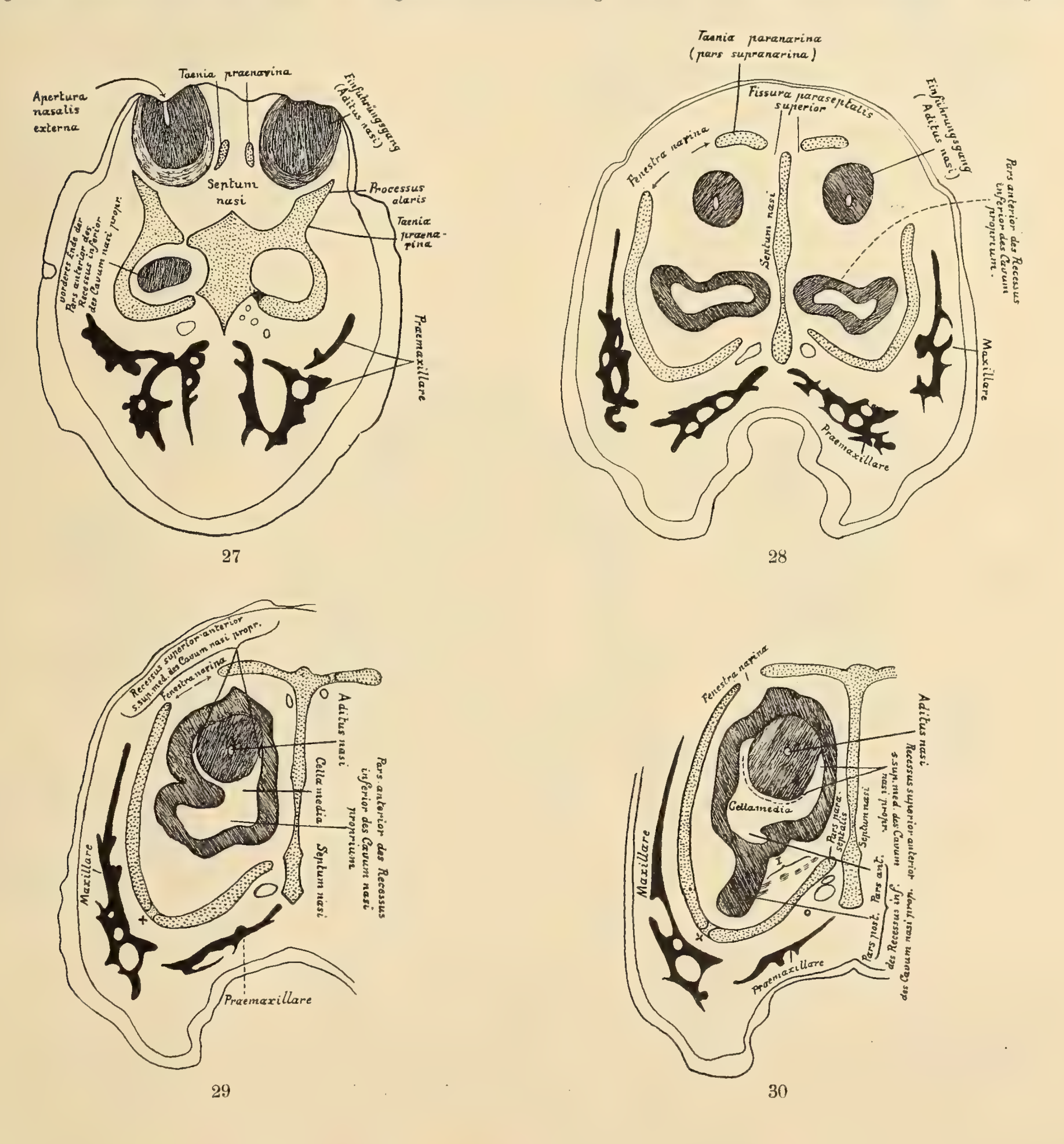
7. Regio ethmoidalis.

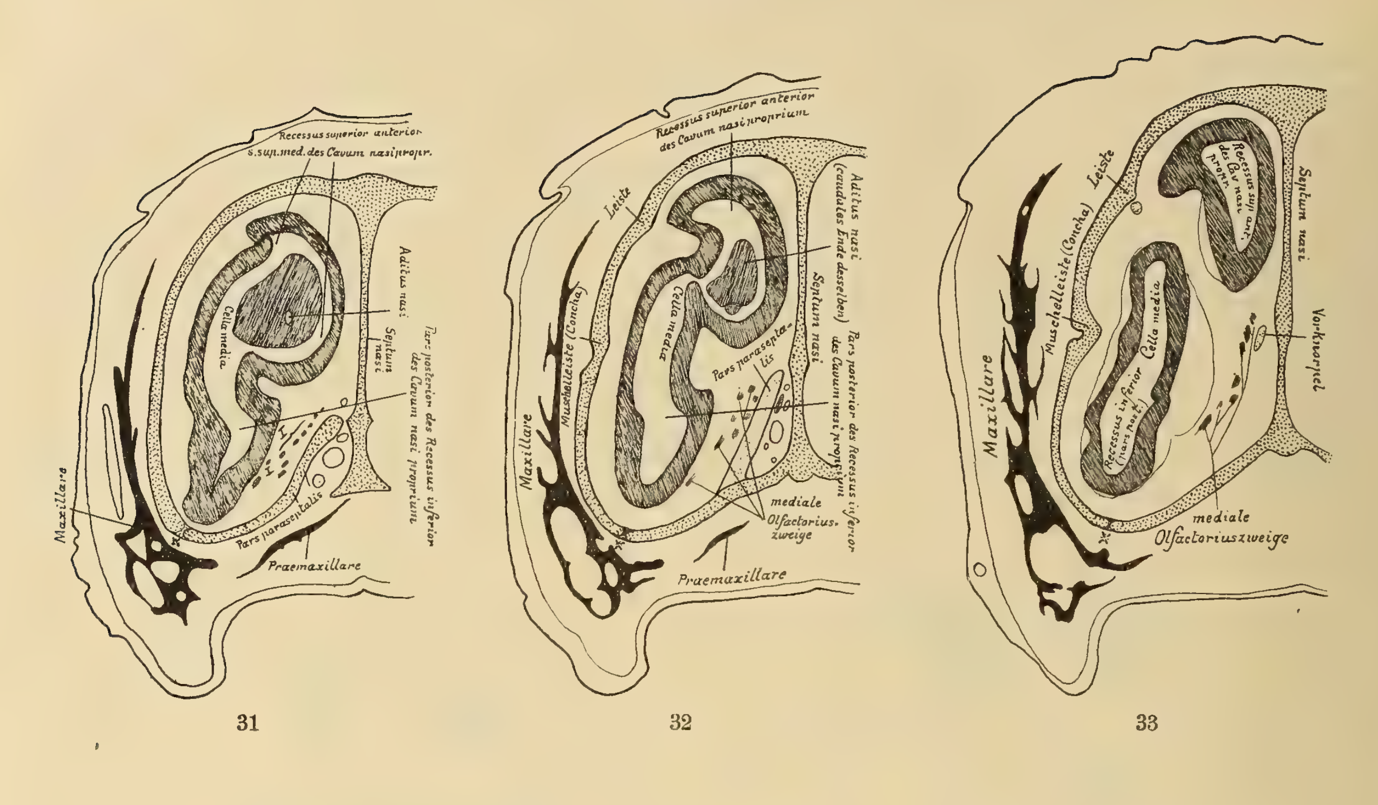
Das Knorpelskelett der Ethmoidalgegend der Schildkröten ist sehr eigentümlich, und von demjenigen anderer Reptilien, insbesondere der Rhynchocephalen und Saurier, abweichend gestaltet. Dies geht auch aus Nick's Darstellung von *Chelone midas*, *Dermochelys* und *Chelydra*, und derjenigen Kunkel's von *Emys* hervor. Bereits Gaupp hat (1905/06, p. 788) gesagt: „die meisten Besonderheiten zeigt das Skelett der Ethmoidalregion, und bei dem bisherigen Mangel entwicklungsgeschichtlicher Daten sind dieselben im Augenblick auch noch nicht deutbar".

Diese eigentümliche Form des knorpeligen Nasenskelettes steht in Zusammenhang mit der eigentümlichen Form der epithelialen Nasenschläuche, also der formbestimmenden Teile des Binnenraumes der Nase. Die Form des epithelialen Nasenschlauches ist schon von verschiedenen Spezies beschrieben worden: Gegenbaur hat sie (1873) von *Chelonia cauana* beschrieben und bildlich dargestellt; Solger gibt (1876) eine Beschreibung derselben von *Emys europaea* und *Chelonia midas*; Seydel (1896) von *Emys*, *Chrysemys*, *Testudo*; Nick (1912) von *Chelydra serpentina*, *Chelone midas* und *Dermochelys*. Ich selbst habe früher (1907, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. X, und 1911, Anatom. Anz., Bd. 38) darauf hingewiesen, daß der sogenannte „Ductus

nasopharyngeus" der Schildkröten nicht von der primären Mundhöhle abstammt, sondern von dem epithelialen Nasenschlauche des Embryos, und zwar aus Teilen desselben hervorgeht, welche beim jungen Embryo, bei welchem noch keine „Ductus" vorhanden, wohl aber schon ein primitiver Gaumen gebildet ist, im Gebiete der Choanenspalten liegen (bezüglich des Näheren verweise ich vor allem auf die angeführte Arbeit aus 1911, Anat. Anz., Bd. 38, p. 624—635). Die Ductus sind daher als „Choanengänge", Ductus choanales, zu bezeichnen, wie ich dies auch vorgeschlagen habe, und nicht als Ductus nasopharyngei. Denn mit der letzten Bezeichnung ist schon ein Gebilde ganz anderer Herkunft belegt, nämlich der Nasenrachengang der Mammalia, welcher bekanntlich von der primären Mundhöhle abstammt, ganz im Gegensatze zu den Choanengängen der Schildkröten, und dessen Entwicklung auch ganz anders verläuft als diejenige der Schildkrötenchoanengänge.

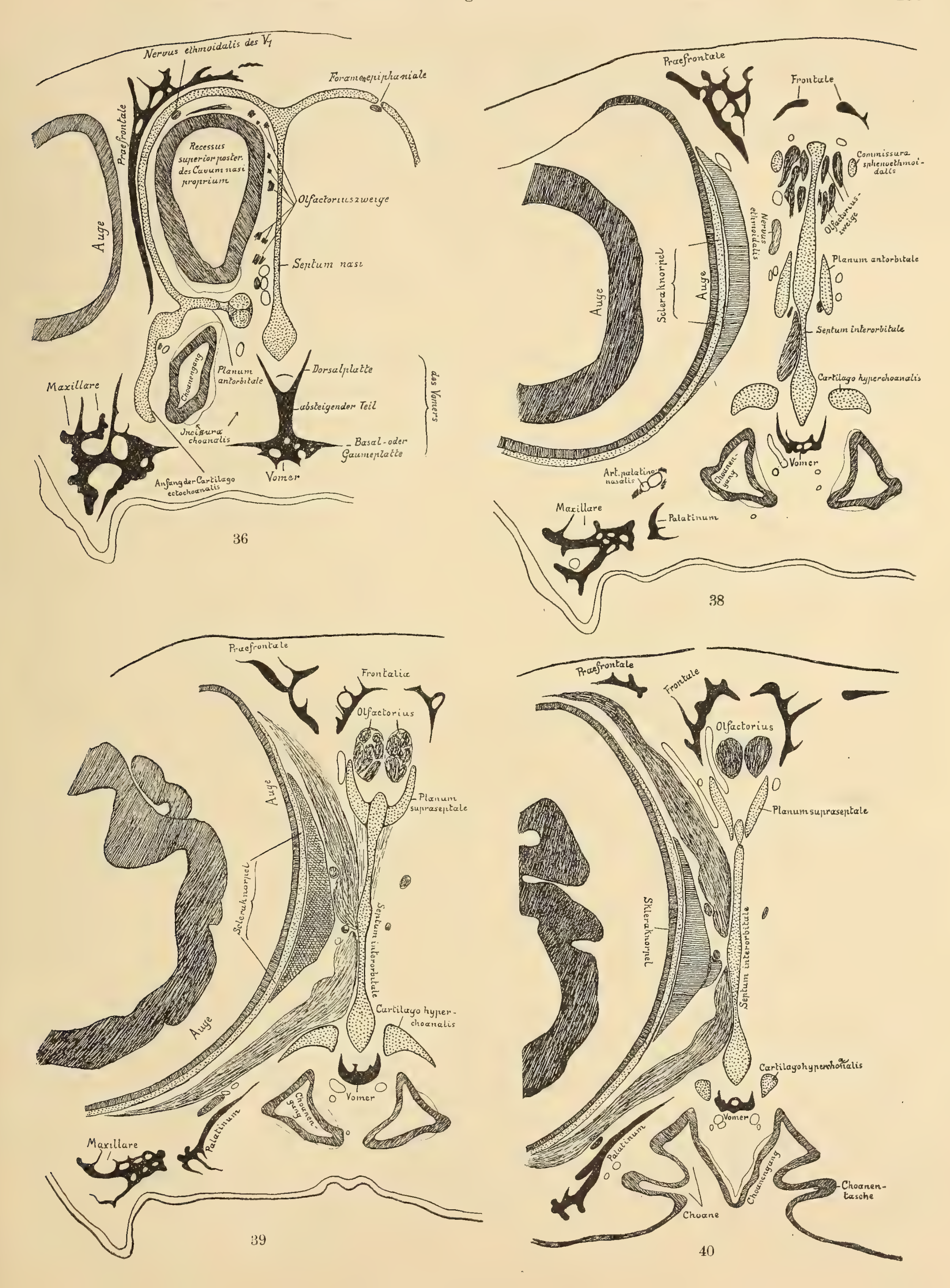
Meine von Anfang an gehegte Absicht, eine Beschreibung des Binnenraumes der Nase der *Imbricata* zu geben, brauche ich auch nach der eingehenden Schilderung Nick's von *Chelone midas* nicht aufzugeben:





34 35 37

Textfig. 27—40. 14 Querschnitte aus der Serie des Modellembryos der *Chelone imbricata* (Msl = 15,5 mm), aus der Nasengegend. Textfig. 27 liegt im Bereiche der Apertura nasalis externa. 28 liegt 7 Schnitte caudal von 27. 29 = 2 Schnitte caudal von 28. 30 folgt unmittelbar auf 29. 31 = 2 Schnitte caudal von 30. 32 = 2 Schnitte caudal von 31. 33 = 3 Schnitte caudal von 32. 34 = 3 Schnitte caudal von 33. 35 = 3 Schnitte caudal von 34. 36 = 4 Schnitte caudal von 35. 37 = 9 Schnitte caudal von 36. 38 = 2 Schnitte caudal von 37. 39 = 5 Schnitte caudal von 38. 40 = 4 Schnitte caudal von 39. Die Schnittdicke der Serie beträgt je 60 μ. — Zur Demonstration der Verhältnisse des epithelialen Nasenschlauches.


Nervus ethmoidalis des V_1
Foramen epiphaniale
Praefrontale
Recessus superior poster. des Cavum nasi proprium
Olfactoriuszweige
Auge
Septum nasi
Choanengang
Planum antorbitale
Dorsalplatte
absteigender Teil
Basal- oder Gaumenplatte
des Vomers
Maxillare
Incisura choanalis
Anfang der Cartilago ectochoanalis
Vomer
Praefrontale
Frontale
Commissura sphenoethmoidalis
Nervus ethmoidalis
Olfactoriuszweige
Planum antorbitale
Scleraknorpel
Auge
Septum interorbitale
Cartilago hyperchoanalis
Choanengang
Vomer
Art. palatino-nasalis
Maxillare
Palatinum
Praefrontale
Frontalia
Olfactorius
Planum supraseptale
Scleraknorpel
Septum interorbitale
Cartilago hyperchoanalis
Choanengang
Vomer
Palatinum
Maxillare
Praefrontale
Frontale
Olfactorius
Planum supraseptale
Skleraknorpel
Septum interorbitale
Cartilago hyperchoanalis
Vomer
Palatinum
Choanengang
Choane
Choanentasche

36

38

39

40

ich habe mir nach der Nick'schen Beschreibung kein ganz deutliches Bild von den Verhältnissen machen können. Ich schicke also eine Beschreibung der epithelialen Nasenschläuche der *Imbricata* voraus, und zwar, da mir kein erwachsenes Tier mit Weichteilen zur Verfügung steht, und in der Serie des reifen Fetus die epitheliale Auskleidung der Nasenhöhlen, wie überhaupt die ganze Nasengegend, schlecht erhalten ist, nach den Befunden in den Schnitten der meinem Modelle zugrunde liegenden Serie, also nach den Befunden an einem älteren Embryo[1]; ich gehe dabei so vor, als wanderten wir, vom äußeren Nasenloche aus, in orocaudaler Richtung, durch die Nasenhöhle hindurch, bis zur Einmündung der Choane in die Mundhöhle. Die Textfig. 27—40 (p. 157—159), Schnittbilder aus der Serie, mögen der Schilderung Anschaulichkeit verleihen. Die abgebildeten Schnitte folgen in der Serie, von 27—40 in orocaudaler Richtung, meist in verschiedenen Abständen aufeinander, deren Größe ich nach der Zahl der zwischen je zwei abgebildeten liegenden Schnitte angebe, wobei ich bemerke, daß die Dicke des einzelnen Schnittes 60 μ beträgt.

Die Länge der Nasenhöhle bezw. des gesamten epithelialen Nasenschlauches, vom äußeren Nasenloche bis zum hintersten Ende der allmählich auslaufenden Choanenöffnung und der ihr lateral angefügten Tasche, beträgt in der Serie 5100 μ = 5,1 mm; vom äußeren Nasenloche bis zum Beginne, also vorderen Ende der Choanenöffnung (oder, was das gleiche besagt, bis zum caudalen Ende des Choanenganges) 3120 μ oder 3,12 mm.

Der geschlossene Epithelschlauch, also der zwischen äußerem Nasenloche und Choanenöffnung gelegene, 3,12 mm lange Teil, gliedert sich in drei Teile: den Einführungsgang oder Vorraum (Aditus oder Vestibulum), die eigentliche Nasenhöhle (Cavum nasi proprium) und den Choanengang (Ductus choanalis). Der Einführungsgang ist 1140 μ oder 1,14 mm lang, der Choanengang 1320 μ oder 1,32 mm, die eigentliche Nasenhöhle etwa 2,16 mm. Rechnet man diese drei Zahlen zusammen, so kommt mehr als die soeben für die Gesamtlänge des geschlossenen Epithelschlauches angegebene Zahl — 3.12 mm — heraus. Das ist aber kein Widerspruch, und kommt daher, daß die drei Teile nicht mit allen ihren Abschnitten in einer Flucht hintereinander liegen, sondern sich teilweise übereinanderschieben, und zwar so, daß der Epithelschlauch der eigentlichen Nasenhöhle sich sowohl über und unter dem caudalen Abschnitte des Einführungsganges nach vorn vorschiebt wie auch über den vorderen Abschnitt des Choanenganges caudalwärts; so kommt es, daß die eigentliche Nasenhöhle länger ist, als der kürzesten Verbindung zwischen dem caudalen Ende des Einführungsganges und dem Anfange des Choanenganges entsprechen würde. In der Zahl 3,12 mm, welche die Gesamtlänge vom äußeren Nasenloche bis zum Beginne der Choanenöffnung angeben soll, ist natürlich auf diese Übereinanderschiebung keine Rücksicht genommen.

Der Einführungsgang ist, auf der hier zu beschreibenden Stufe, mit dichtem, vielschichtigem, auf dem Querschnitte fast konzentrisch geschichtet aussehendem Plattenepithel fast ganz zugestopft und besitzt nur eine enge Röhrenlichtung im Inneren der Masse des Epithels (Textfig. 27 und 28, p. 157). Er verläuft in orocaudaler, leicht schräger, von vorn oben (oraldorsal) nach hinten unten (caudalventral) geneigter Richtung, um schließlich von dem Epithelschlauche des Cavum nasi proprium umfaßt und in die Lichtung desselben aufgenommen zu werden (Textfig. 29—32, p. 157 u. 158).

Das Verhältnis des Einführungsganges (Aditus) zu dem vorderen Teil des Epithelschlauches des Cavum nasi proprium ist folgendes (Textfig. 27—32, p. 157 u. 158): die allervordersten Teile des Aditus, etwa sein vorderstes Fünftel (in der Serie 240 μ von 1140 μ), liegen außerhalb des Bereiches des Cavum nasi proprium, d. h. nach vorn von demselben (Textfig. 27, p. 157, rechts). Mit den übrigen, caudalen 4 Fünfteln aber liegt er im Bereiche desselben, und zwar verhält sich die Sache so: Zunächst erscheint (Textfig. 27, links, Textfig. 28, p. 157) unter ihm, die vordere untere Kuppel der Nasenkapsel einnehmend (s. namentlich Textfig. 27, links), ein namentlich in querer Richtung (Textfig. 28, p. 157) entfalteter Teil des Epithelschlauches der eigentlichen Nasenhöhle, welcher

[1] Auf dieser Stufe sind, abgesehen von dem Einführungsgange und dem Choanengange, alle anderen Teile, also die sogenannte eigentliche Nasenhöhle, noch überall von hohem (mehrreihigen) Zylinderepithel überzogen.

zum Recessus inferior desselben gehört, und den ich als Pars anterior dieses Recessus bezeichne und als solche von einer gleich zu erwähnenden Pars posterior desselben unterscheide. Diese Pars anterior Recessus inferioris entfernt sich caudalwärts etwas vom Boden der Nasenkapsel, indem sie sich von demselben etwas nach oben zurückzieht (Textfig. 27—29, p. 157), und bleibt in gleicher Lage zum Aditus. Etwa entsprechend der Grenze zwischen oraler und caudaler Hälfte des Aditus tritt nun über der Pars anterior des Recessus inferior ein neuer Abschnitt des Epithelschlauches des Cavum nasi proprium, auf, welcher sich nach oben in eine Erweiterung fortsetzt und so in einen neuen Recessus, welcher den Epithelgang des Aditus aufnimmt, übergeht. Ich nenne diesen letzten Recessus Recessus superior anterior (Textfig. 29—34, p. 157 u. 158); denjenigen Teil der Nasenhöhle aber, welcher die Verbindung der Lichtung der beiden Recessus, superior anterior und inferior untereinander, und außerdem, wie wir bald sehen werden, auch mit der Lichtung eines weiteren, dritten Recessus (Recessus superior posterior), vermittelt, nenne ich Cella media.

Der Recessus anterior superior nimmt also einerseits den Epithelgang des Aditus auf[1] und umfaßt ihn so, daß derselbe schließlich frei in ihm liegt (Textfig. 29—32, p. 157 u. 158); andererseits fließt seine Lichtung nach unten zu, und zwar nur im vorderen Teile seiner Unterseite, mit der Lichtung der Cella media zusammen (Textfig. 29—31, p. 157 u. 158).

Schließlich kommt, ebenfalls noch im Bereiche des Aditusganges, und zwar nur ganz wenig caudalwärts von der Ebene des vorderen Endes des Recessus superior anterior (s. sup. med.) beginnend, noch ein weiterer Abschnitt hinzu, welcher caudal von der Pars anterior des Recessus inferior gelegen ist und seine Lichtung sofort nach oben zu mit der Lichtung der Cella media vereinigt (Textfig. 30—32, p. 157 u. 158): es ist die schon erwähnte Pars posterior des Recessus inferior. Wie eine Vergleichung der Textfiguren 29—31 (p. 157 u. 158) lehrt, liegt diese Pars posterior des Recessus inferior etwas tiefer als die Pars anterior, und ist von dieser deutlich durch eine quere, am Boden der Nasenhöhle nach oben vorspringende Falte geschieden und gegen dieselbe abgesetzt, was aus einer Vergleichung der beiden Textfiguren 29 und 30 (p. 157), welche zwei in der Serie unmittelbar aufeinander folgende Schnitte darstellen, ohne weiteres hervorgeht. Dies rechtfertigt es wohl, daß ich an dem Recessus inferior die beiden genannten Partes, die Pars anterior und die Pars posterior, unterscheide.

Wir haben also bis jetzt, neben dem Einführungsgange oder Aditus und der Cella media, zwei Recessus des Epithelschlauches des Cavum nasi proprium kennen gelernt: einen Recessus inferior, mit zwei Abschnitten, einer Pars anterior und einer Pars posterior, und einen Recessus superior anterior. Die Cella media liegt inmitten der Recessus. Der Recessus superior anterior liegt oben, nahe dem Septum, und nimmt den Epithelgang des Aditus auf, d. h. der Aditus mündet in ihn ein (Textfig. 29—32, p. 157 u. 158). Die Pars anterior des Recessus inferior liegt in der vorderen, ventral gelegenen Kuppel der Nasenkapsel (Textfig. 27 und 28, p. 157), die Pars posterior desselben ist nach unten, gegen den Boden der Nasenkapsel, und zugleich etwas lateralwärts gerichtet (Textfig. 30—35, p. 157 u. 158). Die Binnenräume des Recessus superior anterior und des Recessus inferior fließen, noch im Bereiche des Aditus, mit der Lichtung der Cella media zusammen (Textfig. 29—31, p. 157 u. 158), und vermittelst dieser, also mittelbar, auch untereinander.

Im einzelnen ist nun über die beiden bisher genannten Recessus noch folgendes zu sagen:

Der Recessus superior anterior s. superior medialis ist in der Serie 780 μ lang. Ziemlich genau die Hälfte desselben, und zwar seine caudale Hälfte, ist von den übrigen Teilen des Nasenschlauches, als ein caudalwärts gerichteter, ganz im oberen Teile der Nasenhöhle, dicht neben dem Septum gelegener Blindsack (es ist offenbar Nick's Recessus medialis), abgetrennt (Textfig. 31—34, p. 158). Die Abgrenzung und Abtrennung geschieht gegen die Cella media, und zwar, wie man aus den eben genannten Textfiguren leicht erkennen kann,

[1] Bei dem Embryo der nächst jüngeren, von mir genauer untersuchten Stufe (Embryo mit 10,7 mm Msl) führt der ebenso beschaffene Aditus nicht in den Recessus superior anterior, sondern in die Cella media. Ich vermute, daß dies der Norm entspricht, während bei dem Modellembryo Ausnahmsverhältnisse vorliegen dürften. Doch ist dies nur eine Vermutung.

durch eine vorwärts (oralwärts) vorspringende Falte oder Leiste, welche sich von lateralcaudal und dorsal (oben) nach medialoral und ventral (unten) erstreckt (man verfolge die genannten Textfiguren in der Richtung von 34 nach 31, p. 158). Das caudale Ende des Blindsackes (Textfig. 34, p. 158) liegt etwa in der gleichen Ebene wie die Mitte der Entfernung zwischen äußerem Nasenloche und dem Anfange der Choanenöffnung, zugleich medialdorsal zum Recessus inferior und der Cella media und ferner rein medial zu der in gleicher Ebene beginnenden vorderen Wand eines weiteren, noch zu beschreibenden Recessus, welchen ich Recessus superior posterior nenne. Der Zusammenhang der Lichtung des Recessus superior anterior mit derjenigen der Cella media erstreckt sich nach dem Gesagten und wie aus den Textfiguren 29—34 (p. 157 u. 158) hervorgeht nur über den vorderen Abschnitt der unteren Wand des Recessus superior anterior.

Der Recessus inferior (seine Pars posterior) und die Cella media setzen sich, nachdem sich der caudale Teil des Recessus superior, in der angegebenen Weise ((Textfig. 31—34, p. 158), von der Cella media abgetrennt hat, zusammen weiter caudalwärts fort (Textfig. 33 und 34, p. 158), werden dabei aber etwas niedriger und nehmen auch eine etwas andere Form an (Textfig. 34 und 35, p. 158), indem sie über die laterale Wand gekrümmt werden, so daß diese konkav, die mediale Wand konvex erscheint. Dies hängt zusammen mit dem Auftreten einer sagittal und annähernd horizontal verlaufenden Leiste an der lateralen Wand, welche auch von seiten des Nasenkapselknorpels, durch eine Knorpelleiste (Textfig. 32—35, p. 158, Muschelleiste oder Concha), gestützt wird und demnach wohl als Muschelwulst oder Muschelleiste (Nick's laterale Grenzfalte) aufzufassen ist. Der caudale Teil des Recessus inferior nun stellt die Verbindung bezw. Kommunikation mit dem Choanengange her, in welchen er sich, mit seinem ventralen Teile, unmittelbar fortsetzt (vergl. Textfig. 34, 35 und 36, p. 158 u. 159); andererseits vermittelt die Cella media die Verbindung mit dem schon erwähnten, wieder im oberen Teile der Nasenhöhle gelegenen Recessus superior posterior (Textfig. 34—36, p. 158 u. 159).

Des näheren verhält sich die Sache so:

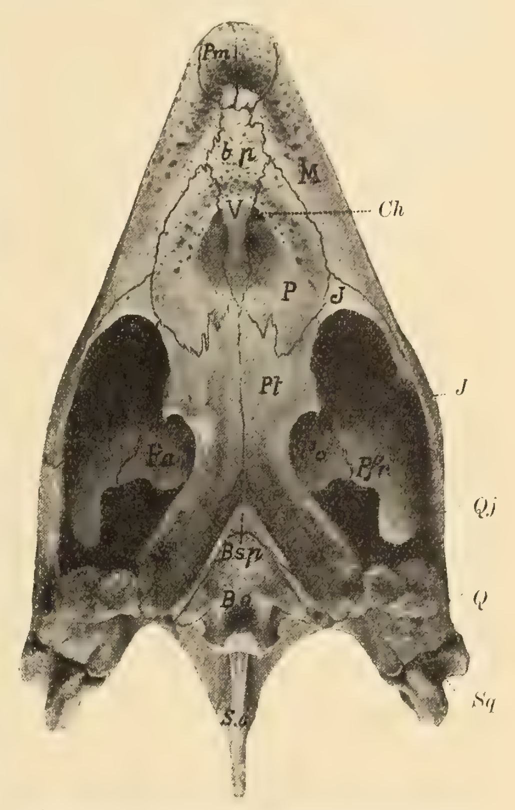
Der Recessus superior posterior beginnt vorn unmittelbar neben dem caudalen Ende, der caudalen Wand, des Recessus superior anterior, und zwar lateral von demselben (Textfig. 34, p. 158). Sein vorderer Teil liegt zugleich über der Cella media und damit auch über dem Recessus inferior. Die Gesamtlänge des sich caudalwärts erstreckenden und zugleich nach allen Richtungen, besonders aber in der Höhe, sich entfaltenden Recessus beträgt in der Serie 840 μ, also 0,84 mm. Der Recessus öffnet sich im vorderen Teile seiner unteren Seite, auf einer Strecke von etwa 180—200 μ, also nicht ganz einem Viertel der Länge seiner Unterseite entsprechend, in die Cella media (Textfig. 35, p. 158), und damit zugleich in den Anfang des Choanenganges, da in diesem Bereiche die Fortsetzung des Recessus inferior in den Choanengang beginnt, wie eine vergleichende Betrachtung der Textfiguren 35 und 36 (p. 158 u. 159), welche zwei in der Serie nur um vier Schnitte auseinanderliegende Schnitte darstellen, ohne weiteres lehrt. Weiterhin liegt dann die Hauptmasse des Recessus, als ein caudalwärts gerichteter Blindsack, dorsal über dem Choanengang (Textfig. 36, p. 159), und zwar so, daß beide durch einen in der Fortsetzung der Muschelleiste oder Concha liegenden, medialwärts gerichteten Vorsprung der lateralen Wand der Nasenkapsel voneinander getrennt sind (Textfig. 36, p. 159).

Gegen die Cella media ist der vorderste Abschnitt des Recessus superior posterior abgegrenzt, und zwar durch eine quere, caudalwärts vorspringende (in Textfig. 34, p. 158, durchgeschnittene, vergl. Textfig. 34 mit 35, p. 158) Leiste. Andererseits ist der caudale, über dem Choanengange gelegene Teil dieses Recessus gegen den Anfang des Choanenganges abgegrenzt, und zwar wiederum durch eine quere, aber oralwärts vorspringende Leiste (vergl. Textfig. 35 und 36, p. 158 u. 159).

Gegen oder in die Lichtung der Cella media öffnen sich die Lichtungen aller drei Recessus, des Recessus superior anterior, superior posterior und des Recessus inferior. Am ausgiebigsten ist der Zusammenhang zwischen Recessus inferior und Cella media. Da nun der Choanengang nicht nur in der Fortsetzung des Recessus inferior liegt (vergl. die Textfig. 32—36, p. 158 u. 159), sondern sein Anfangsstück auch, nach oben zu, in die Cella media

übergeht (Textfig. 34 und 35, p. 158), so ergibt sich, daß die Cella media die Verbindung aller drei Recessus, und, da der Recessus superior anterior den Einführungsgang aufnimmt, auch diejenige des letzteren mit dem Choanengang vermittelt. Es gelangt also offenbar der eingeatmete Luftstrom durch den Aditus und den unteren Teil des vorderen Abschnittes des Recessus superior anterior in die Cella media und durch diese dann in den Choanengang.

Der Choanengang ist bis zum Beginne, d. h. vorderen Ende der Choanenöffnung, 1320 μ = 1,32 mm lang, verläuft in orocaudaler und zugleich schräg dorsoventraler Richtung, ist in seinem vorderen Abschnitte auf der lateralen Seite, über eine Strecke von 360 μ, von einem Fortsatze der Nasenkapsel, der sogenannten Cartilago ectochoanalis, begleitet (Textfig. 36, p. 159), in seiner caudalen Hälfte, über seiner oberen Kante, von der schon erwähnten, selbständigen, neben dem Interorbitalseptum und dem Vomer gelegenen Knorpelplatte, welcher ich den unverfänglichen Namen Choanengangknorpel oder Cartilago hyperchoanalis geben will (Textfig. 37—40, p. 158 und 159; vergl. auch Fig. 26 auf p. 151). Dieser Knorpel erstreckt sich auch noch in den Bereich des vorderen Teiles der Choanenöffnung (Textfig. 40, p. 159). Das Epithel der Choanengänge ist, wenn auch immer noch ziemlich hoch, doch wesentlich niedriger als dasjenige der Cava nasi propria. Die Gestalt jedes Choanenganges auf dem Querschnitt ist etwa dreieckig (Textfig. 37—39, p. 158 und 159) und etwas schräg gestellt, und zwar so, daß die schräge Stellung caudalwärts etwas zunimmt. Auch konvergieren die beiden Choanengänge, während ihres caudalwärts gerichteten Verlaufes, gegen die Medianlinie zu (vergl. Textfig. 36—40, p. 158 und 159), so daß die Choanenspalten viel näher beieinander liegen als die vorderen Teile der beiden Choanengänge (vergl. z. B. Textfig. 36 und 37 mit Textfig. 40, p. 158 und 159). — Über das Verhältnis des Choanenganges zu den Deckknochen ist folgendes zu sagen: der vordere Abschnitt des Ganges liegt zwischen Vomer und Maxillare, und zwar über den Gaumenplatten derselben (Textfig. 35 und 36, p. 158 und 159), welche auf der hier in Rede stehenden Stufe noch nicht miteinander verbunden sind, sondern einen, natürlich mit Weichteilen (Bindegewebe) erfüllten Spalt zwischen sich fassen (Fig. 3, Taf. 3), welcher, der Lage nach, der offenen Choanenspalte am Schädel der *Hatteria* entspricht; worüber das Nähere im zweiten Teile der Arbeit. Die caudale Hälfte des Choanenganges (genau genommen: etwas mehr als die Hälfte) liegt zwischen Palatinum und Vomer (Textfig. 38—40, p. 159).



Textfig. 41. Knöcherner Schädel einer erwachsenen *Chelone imbricata* in basaler Ansicht. Etwas mehr als $\frac{1}{2}$ Größe. *bp* = Basalplatte (Gaumenplatte) des Vomer. *Bo* = Basioccipitale. *Bsp* = Basipostsphenoid. *Ch* = Choane. *J* = Jugale. *M* = Maxillare. *P* = Palatinum. *Pa* = Parietale. *Pfr* = Postfrontale. *Pm* = Praemaxillare. *Pt* = Pterygoid. *Q* = Quadratum. *Qj* = Quadratojugale. *So* = Supraoccipitale. *Sq* = Squamosum.. *V* = Vomer.

Der Vomer hat, auf der vorliegenden Stufe, in diesem Bereiche noch eine andere Gestalt als weiter vorn (vergl. Textfig. 36, p. 159, mit Textfig. 37—40, p. 158 und 159): dort besteht er bereits aus drei Teilen: aus der unter dem Septum nasi liegenden, aufwärts konkaven Dorsalplatte, dem senkrecht, in der Medianebene, stehenden absteigenden Teile und der im ganzen horizontal liegenden Basal- oder Gaumenplatte; hier, im Bereiche des ganzen caudalen Teiles des Ganges, nur aus der unter dem Septum interorbitale liegenden Dorsalplatte, welche sich dann noch, im Bereiche der Choanenöffnungen, weiter caudalwärts fortsetzt. Da am Schädel des erwachsenen Tieres, wie nebenstehende Textfig. 41 erkennen läßt, der Vomer nicht nur mit dem Maxillare die Gaumenplatte bildet, sondern auch mit dem vorderen Teile des Palatinums, und zwar ebenfalls mit dessen Gaumenplatte,

so folgt daraus, daß auf der hier in Rede stehenden Strecke der Vomer weiterhin ebenfalls noch einen absteigenden Teil und eine Basal- oder Gaumenplatte erwirbt; dies erkennt man leicht bei Betrachtung z. B. der Textfig. 38 (p. 159): in dieser ist der vorderste Abschnitt des Palatinums getroffen; dasselbe zeigt hier auch bereits deutlich die Anlage einer Gaumenplatte; am Vomer aber fehlt noch nicht nur die der Gaumenplatte des Palatinums hier später verbundene Gaumenplatte, sondern auch der diese mit der unter dem Septum liegenden Dorsalplatte verbindende absteigende Teil.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß der Choanengang, vermittelst des als Cella media unterschiedenen Teiles, mit allen drei Recessus des Cavum nasi proprium zusammenhängt: dem Recessus inferior, dem Recessus superior anterior und dem Recessus superior posterior.

Einen Recessus an der lateralen Wand des Choanenganges, wie er bei *Testudo*, *Emys* und *Chelydra* vorkommt, bei welchen Formen er, als Blindsack, nach vorn gerichtet ist (s. Nick, p. 136), was ich für *Emys* bestätigen kann, gibt es bei *Chelone imbricata* nicht; nach Nick (p. 141) auch nicht bei *Midas*.

Mit dem Beginne der Choanenöffnung, also gleich im Bereiche ihres vorderen Endes, tritt im unteren (ventralen) Teile der lateralen Seite oder Wand eine lateralwärts und zugleich ein wenig schräg nach oben gerichtete Tasche auf (Textfig. 40, p. 159), welche von dem dorsalen Teile des Choanenganges durch einen Wulst getrennt ist und sich caudalwärts über die ganze Länge der Choanenöffnung, ja noch weiter als diese, d. h. die eigentliche Öffnung des Choanenganges, erstreckt. Dabei verändert sich allmählich ihre Form, u. a. indem ihre Lichtung eine mehr dorsale Richtung einschlägt. Die Tasche — sie möge Choanentasche (oder auch Choanengangtasche) heißen —, läuft caudalwärts am Munddache allmählich aus und findet in der Serie ihr caudales Ende ziemlich genau mit dem caudalen Ende des Palatinums; erstreckt sich also sehr weit caudalwärts, wie man sich an der Fig. 3, Taf. 3, klar machen kann, indem man hier erkennt, daß das caudale Ende des Palatinums ziemlich genau in der Mitte der Länge der Schädelbasis gelegen ist. Die eigentliche Choanengangsöffnung, die Choanenspalte, also nach Abzug dieser Seitentasche, endigt dagegen weiter vorn, ungefähr in gleicher Ebene mit dem caudalen Ende des Vomers, insbesondere des am meisten caudalwärts sich erstreckenden Teiles desselben, nämlich der unter dem Septum nasi et interorbitale gelegenen Dorsalplatte; genau genommen reicht die Choanenspalte, Choanenöffnung, ein klein wenig weiter caudalwärts als die letztere.

Soweit die Beschreibung der Nasenhöhle und ihres Epithelschlauches. Ich möchte nicht unterlassen, nochmals zu betonen, daß ich (aus oben angegebenen Gründen) im vorstehenden embryonale, wenn auch spätembryonale Verhältnisse beschrieben habe. Dies ist wichtig zu merken; denn es ist nicht nur möglich, sondern sogar wahrscheinlich, daß bis zum fertigen Zustande noch gewisse Veränderungen, namentlich auch in der Schärfe der Ausprägung der Grenzfalten, eintreten, so daß eine Untersuchung und Beschreibung der Verhältnisse eines erwachsenen Tieres gewisse weitere, noch hinzugekommene, hier nicht dargelegte Besonderheiten ergeben wird.

Dies letztere trifft z. B. sicher zu für die Epithelverhältnisse. Ich habe bereits gesagt, daß, auf der oben beschriebenen Stufe, noch das ganze Cavum nasi proprium mit hohem zylindrischem Epithel ausgekleidet ist, was bei erwachsenen Tieren wohl sicherlich nicht der Fall ist; und auch die fast gänzliche Verstopfung des Aditus durch vielfach geschichtetes Epithel macht sicherlich einer weiten Lichtung Platz. Dies letztere kann ich schon für den reifen Embryo angeben. Was die Epithelverhältnisse des Cavum nasi proprium anbelangt, so kann ich darüber für die späteren Stufen keine genauen Angaben machen, da meine Serie des reifen Embryo das Epithel zu schlecht erhalten zeigt.

Zunächst aber kann ich folgendes mit Bestimmtheit feststellen: während auf der oben beschriebenen Stufe in dem Epithel des Recessus superior posterior noch jegliche Andeutung Bowman'scher Drüsen fehlt, sind diese Drüsen beim reifen Embryo außerordentlich zahlreich entwickelt. Nick hat (1912, p. 141 u. 144) diese Drüsen bei *Chelone midas* und *Dermochelys* gefunden, in dem von ihm als Pars olfactoria des Nasenschlauches bezeichneten Teile, welcher dem von mir als Recessus superior posterior bezeichneten Teile ent-

spricht; ebenso sind diese Drüsen bei *Chelydra*, *Emys* und *Testudo* vorhanden (Nick, 1912, p. 141, vergl. auch Seydel 1896). Andererseits kann ich mit Bestimmtheit angeben, daß bei *Imbricata* weder eine Glandula nasalis externa oder, besser, lateralis, noch eine Glandula nasalis medialis vorhanden ist, wie das auch Nick für *Midas* und *Dermochelys* gefunden hat (Nick, p. 142 und 143). Dagegen finde ich, gleichfalls wie Nick bei *Midas*, an der Stelle, an welcher bei anderen Formen die Glandula nasalis medialis (Nick schreibt p. 142: Glandula nasalis externa, obwohl er den Ort als zwischen Septum und Pars paraseptalis der Nasenkapsel gelegen angibt; offenbar liegt hier nur ein Versehen vor) liegt, zahlreiche Blutgefäße, insbesondere Venen. Nick vergleicht dieses gefäßreiche Gewebe mit dem cavernösen Gewebe.

Um nun auf das Epithel des Cavum nasi proprium zurückzukommen, so ist es, auf der beschriebenen Stufe, wie schon gesagt, noch überall ein hohes, mehrreihiges Zylinderepithel. Aber es ist doch nicht überall gleichhoch. Ganz besonders hoch ist es im Recessus superior posterior (Textfig. 35 u. 36, p. 158 u. 159); recht hoch ist es auch in den beiden anderen Recessus; dagegen ausgesprochen niedriger in der lateralen Wand der Cella media, wenigstens an vielen Stellen (vergl. Textfig. 32—35, p. 158). Diese Stelle entspricht wohl denjenigen Teilen, welche Nick in seinen Figuren (z. B. von *Midas*, Taf. 9, Fig. 47—51) als mit niedrigem Plattenepithel überzogene Teile des von ihm als Pars respiratoria unterschiedenen Abschnittes des Cavum nasi proprium angibt und beschreibt. Es ist wohl sicher, daß auch bei *Imbricata* im fertigen Zustande hier die gleichen Verhältnisse vorliegen wie bei *Midas*; doch kann ich, aus den angegebenen Gründen, keine Beobachtung darüber mitteilen.

Es fragt sich nun, wie die von mir beschriebenen einzelnen Teile zu deuten sind. Vor allem bezieht sich dieses auf die unterschiedenen Recessus: Recessus inferior, superior anterior und superior posterior, sowie auf die Cella media; über den Aditus und den Choanengang kann ja keine Unsicherheit und Unklarheit herrschen: sie stehen zweifelsohne ausschließlich im Dienste des Ein- und Ausströmens der Atmungsluft. Es ist wohl nicht schwer, meine Darstellung mit derjenigen Gegenbaur's (1873) und Nick's (1912) im wesentlichen in Einklang zu bringen; über die theoretische Auffassung der sachlichen Ergebnisse habe ich allerdings in manchen Punkten eine andere Meinung.

Ich gehe also zunächst auf die sachliche Darstellung ein, wobei ich mich, soweit Nick's Darstellung in Betracht kommt, auf dessen Angaben über *Chelone midas* beschränke.

Gegenbaur, bei *Chelonia cauana*, Nick, bei *Midas*, unterscheiden beide in gleicher Weise wie ich einen Recessus inferior. Nick bezeichnet denselben auch so, Gegenbaur dagegen als „untere Ausbuchtung des vorderen Raumes". Was ich Recessus superior anterior nenne, entspricht dem Recessus superior + Recessus medialis Nick's, oder Gegenbaur's „oberer Ausbuchtung des vorderen Raumes" + dem dritten von ihm unterschiedenen „vorzüglich senkrecht ausgedehnten Raume nach hinten und gegen die Nasenscheidewand". Was ich Recessus superior posterior nenne, nennt Gegenbaur „innere Riechgrube", an einer Stelle auch Regio olfactoria, Nick „Pars olfactoria".

Wir gehen also in folgenden Punkten auseinander: 1. bei mir fehlt die Bezeichnung „innere Riechgrube" = „Regio" oder „Pars olfactoria"; an ihrer Stelle steht bei mir „Recessus superior posterior"; 2. ich unterscheide keinen besonderen Recessus, welcher dem Recessus medialis Nick's oder dem entsprechenden von Gegenbaur unterschiedenen Raume entspräche.

Was den letzten Punkt betrifft, so ist Nick's Recessus medialis und der entsprechende Raum Gegenbaur's nichts anderes, als was ich caudale Hälfte oder Blindsack des Recessus superior anterior bezeichnet habe (Textfig. 32—34, p. 158). Nach meinen Serien liegt kein Grund vor, bei *Imbricata* den betreffenden Raum als besonderen Recessus zu unterscheiden: er stellt tatsächlich nur die unmittelbare, neben dem Septum nasi gelegene, caudale Fortsetzung des Recessus superior anterior vor (vergl. Textfig. 32—34, p. 158), wenn er auch gegen den vorderen Teil desselben, durch eine Leiste, abgesetzt erscheint. Eine eigene Öffnung gegen die Cella

media, den inmitten aller Recessus gelegenen, und die Öffnungen derselben aufnehmenden Raum, besitzt er, wenigstens in der beschriebenen Serie, nicht. Ich sehe daher keinen Grund, diesen Blindsack, als besonderen Recessus, vom Recessus superior anterior abzutrennen; und betrachte denselben daher nur als Teil des zuletzt genannten Recessus, und zwar als seine caudale Hälfte. — Von dieser, an und für sich ja geringfügigen Verschiedenheit der Auffassung und Darstellung abgesehen, besteht im übrigen, in der sachlichen Darstellung der Ausbuchtungen des Cavum nasi proprium, im wesentlichen Übereinstimmung zwischen Gegenbaur, Nick und mir, wobei hervorgehoben sein mag, daß wir Drei verschiedene Spezies untersucht haben; eine Tatsache, welche der Übereinstimmung eine ins Allgemeine gehende Bedeutung verleiht.

Was ich Cella media nenne, ist nichts anderes, als was Gegenbaur den die Recessus „vereinigenden Raum" (p. 3), oder den „mittleren zum unteren Nasenloche führenden Teil" (auf der gleichen Seite) nennt. Da dieser mittlere Teil durch mehr oder weniger deutliche, leistenartige Vorsprünge gegen die Recessus abgegrenzt ist, so rechtfertigt sich wohl eine besondere und spezielle Bezeichnung derselben, wie ich sie eben in „Cella media" vorschlage. Auch physiologisch dürfte dies berechtigt sein.

Was nun die theoretische Auffassung der in Rede stehenden Räume, insbesondere der Recessus, anbelangt, so wird mein Gegensatz zu Gegenbaur und Nick am deutlichsten durch den vorhin aufgestellten ersten Punkt ausgedrückt, durch die gegensätzliche Nomenklatur. Was Gegenbaur „innere Riechgrube" nennt, nennt Nick „Pars olfactoria"; beides entspricht meinem Recessus superior posterior. Dieser „Pars olfactoria" stellt Nick alle anderen Teile des Cavum nasi proprium zusammen als „Pars respiratoria" gegenüber; Gegenbaur faßt diese letzten Teile als „Vorhof der Nasenhöhle" zusammen (p. 4), im Gegensatze zur „Regio olfactoria", seiner „inneren Riechgrube", mit welcher alle jene Räume nichts zu tun haben sollen.

Ich habe mit Absicht die Bezeichnungen „Pars olfactoria" und „Pars respiratoria" vermieden; vor allem deswegen, weil ich dieselben, in dem von Gegenbaur und Nick gebrauchten Sinne, nicht als richtig anerkennen kann. Nick hat auch wohl selbst gefühlt, daß diese Bezeichnungen, in dem Umfange, wie sie gebraucht wurden, nicht einwandsfrei sind; denn er hat, wenigstens wenn ich recht verstehe, (p. 133) ausgedrückt, daß er diese Bezeichnungen eigentlich nur bedingungsweise anwende; nämlich weil zuvor Seydel dieselben, für *Emys* und *Testudo*, gebraucht habe, und so ein leichterer Vergleich mit dessen Arbeit, als „der wichtigsten und eingehendsten über das Geruchsorgan bei Schildkröten", ermöglicht werde.

Zunächst bemerke ich: wie ich Gegenbaur's Arbeit (1873, p. 3 und 4) entnehme, hat bereits Cuvier die gleichen Ausdrücke, natürlich in französisch, angewendet wie ich. Gegenbaur zitiert Cuvier's Leçons, Sec. Édit. III. Mir selbst liegt nur Meckel's deutsche Übersetzung der Cuvier'schen Vorlesungen (1809) vor: in dem in Betracht kommenden zweiten Teile (p. 613—660) finde ich keine näheren, hierhergehörigen Angaben über die Nasenhöhle der Schildkröten, insbesondere der Cheloniiden. Ich muß also nach Gegenbaur zitieren: danach unterscheidet Cuvier drei Recessus, welche er als „poches ou cellules" bezeichnet; und zwar sind es: 1. eine „poche supérieure postérieure"; das ist: Gegenbaur's „innere Riechgrube" („Regio olfactoria"), Nick's „Pars olfactoria", mein Recessus superior posterior; 2. eine „vordere obere Tasche" (Ggbr.), also wohl „poche supérieure antérieure"; das wäre mein Recessus superior anterior; 3. eine „untere Tasche" (Ggbr.), also wohl „poche inférieure", das wäre der Recessus inferior nach Gegenbaur, Nick und mir. Danach decken sich Cuvier's und meine Bezeichnungen vollständig.

Gegenbaur sagt nun (1873, p. 4), der Olfactorius verbreite sich an der von ihm als die „innere Riechgrube" bezeichneten Tasche. Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich Gegenbaur's Darstellung so auffasse, daß Gegenbaur der Ansicht gewesen ist, der Olfactorius breite sich nur an dieser Tasche aus[1], und

[1] Gegenbaur sagt an einer Stelle (p. 4) ausdrücklich: „Alle diese Räume — (gemeint sind die „untere Tasche" [Recessus inferior], die „vordere obere Tasche Cuvier's" [Recessus superior anterior], der dritte von ihm unterschiedene, vorzüglich senkrecht ausgedehnte Raum am Septum [Blindsack des Recessus superior anterior], sowie der diese Ausbuchtungen vereinigende Raum) —

daß deshalb Gegenbauer diese eben auch als „innere Riechgrube", an einer Stelle auch „Regio olfactoria" bezeichnet und als solche den übrigen Recessus und dem mittleren Raume, als dem Vorhofe der Nasenhöhle, gegenübergestellt hat. Sollte dies wirklich die Meinung Gegenbaur's gewesen sein, so muß bemerkt werden, daß dieselbe unrichtig ist: der Olfactorius geht keineswegs nur an Gegenbaur's innere Riechgrube oder Regio olfactoria (meinen Recessus superior posterior), sondern auch zum Recessus superior anterior (Nick's Recessus medialis + Recessus superior) und Recessus inferior, welche ja auch nach Nick's Angaben Sinnesepithel tragen (Nick, 1912, p. 140, wo der Autor sagt, daß in seiner Pars respiratoria „das Sinnesepithel im wesentlichen auf die Recessus beschränkt" sei, und zwar auf die von ihm unterschiedenen Recessus inferior, superior und medialis[1]). Damit wäre die Grundlage der Gegenbaur'schen Einteilung der Recessus in eine „Regio olfactoria" und einen „Vorhof der Nasenhöhle" als nicht richtig dargetan.

Nick gibt im wesentlichen die gleiche Einteilung wie Gegenbaur, nur mit etwas anderen Namen: was Gegenbaur „Regio olfactoria" nennt, nennt Nick „Pars olfactoria", und Gegenbaur's „Vorhof der Nasenhöhle" heißt bei ihm „Pars respiratoria".

Wie ist nun die Verbreitung und Verteilung des Olfactorius und seiner Fasern? Nach den Befunden in meinen Serien, insbesondere der Modellserie und der nächst jüngeren Stufe (Embryo mit 10,7 mm Msl), folgendermaßen: Beim Durchtritte durch das Foramen olfactorium (zwischen Septum und Cartilago sphenoethmoidalis, Textfig. 37 u. 38, p. 158 u. 159) liegen die beiden Äste des Olfactorius, der mediale (ventrale) und laterale (dorsale), dicht nebeneinander oder eigentlich fest aneinander, derart, daß sie nicht scharf voneinander zu trennen sind. Doch habe ich immer ein merkwürdiges Verhalten meist im ganzen Verlaufe des Olfactorius feststellen können: der mediale Ast und seine Zweige erscheinen in dem (mit Hämalaun) gefärbten Präparate fast durchweg etwas dunkler als der laterale Ast und seine Zweige. Damit habe ich mir bei der Unterscheidung der beiden Äste an den Stellen solch dichter Aneinanderlagerung, so gut es ging, zu helfen versucht. Danach ergibt sich folgendes Verhalten:

Der laterale Ast des Olfactorius tritt von oben her an den Recessus superior posterior („Regio olfactoria" Gegenbaur's) heran. Sehr viele seiner Fasern wenden sich, in caudooraler Richtung der Reihe nach allmählich, im Bogen über den oberen Rand des Recessus lateralwärts (Textfig. 36, p. 159), um an die laterale Seite desselben heranzutreten. Andere treten, von oben her, an die mediale Seite und entsenden hier nach vorn verlaufende Fasern an die Vorderwand des Recessus.

Der mediale Ast schickt, nach dem Durchtritte durchs Foramen olfactorium, sofort einen großen Teil seiner Fasern in den Weichteilen des Septums abwärts und zugleich schräg vorwärts (Textfig. 37, 36, 35 u. 34, p. 158 u. 159); diese gehen zum Recessus inferior, an die Pars posterior (Textfig. 30, p. 157) wie Pars anterior desselben. Ein zweiter Teil der Fasern bleibt zunächst oben in der Nasenhöhle liegen, in der medialen Wand, zwischen knorpeligem Septum und Recessus superior posterior (Textfig. 36 u. 37, p. 159 u. 158), nicht sehr weit vom Tectum entfernt, und läuft hier nach vorn. In der Ebene des caudalen Endes des Recessus superior anterior verläßt dann ein Teil dieser Fasern den Platz neben dem Septum, wendet sich schräg lateralwärts und nach vorn und gelangt so auf die laterale Seite des Blindsackes des Recessus superior anterior (Textfig. 34, p. 158), um sich nun von hier aus an das Epithel desselben zu begeben. Ein anderer Teil dieser Fasern bleibt medial liegen, und gelangt, vorwärts verlaufend, auf die mediale Seite des Recessus.

Es bekommen also der Recessus superior posterior, Recessus superior anterior und Recessus inferior Olfactoriuszweige; und zwar: der Recessus superior posterior solche des lateralen, die beiden anderen Recessus

haben mit der Regio olfactoria der Nasenhöhle nichts zu tun. Man könnte sie zusammen als Vorhof der Nasenhöhle auffassen, denn erst dahinter liegt der zur Ausbreitung des Olfactorius dienende Abschnitt"; mit welch letzterem der Recessus superior posterior gemeint ist.

[1] „Außerdem findet sich solches Epithel auch im Boden der Pars respiratoria, als hintere Fortsetzung des Sinnesepithels im Boden des Recessus inferior." Dasselbe reicht sogar in den vorderen Teil des Choanenganges („Ductus nasopharyngeus") hinein

solche des medialen Nervenastes. Ob die Trennung der Endausbreitung der beiden Äste stets und überall, in dem hier angegebenen Sinne, scharf ist, lasse ich dahingestellt. In einer Serie hatte ich den Eindruck, als ob sich an der Versorgung des Recessus superior anterior auch einige Zweige des lateralen Astes beteiligten. Doch kann ich dies nicht mit Bestimmtheit behaupten. — Bemerkenswert ist, daß die Zweige des medialen Astes, welche zum Recessus superior anterior gehen, nicht in dem Septum abwärts verlaufen, wie die Zweige für die Teile des Recessus inferior. Was noch die letztere betrifft, so gehen die Zweige für die Pars posterior dieses Recessus von der medialen Seite her an ihren Bestimmungsort heran (Textfig. 30, p. 157), die Zweige für die Pars anterior dagegen, wenigstens zum Teile, von unten her.

Es fragt sich nun: was hat man als Pars olfactoria, was als Pars respiratoria zu bezeichnen?

Ohne Zweifel entstammen diese Begriffe der menschlichen Anatomie. Ihre Anwendung muß daher auch dieser ihre Grundlage entnehmen. — Beim Menschen nun bezeichnet man bekanntlich diejenigen Abschnitte der Nasenhöhle als Regio olfactoria, in deren Schleimhaut sich die Olfactoriuszweige ausbreiten; das ist bekanntlich, bei größter Ausdehnung der Olfactoriusverzweigung, an der lateralen Wand das Gebiet der oberen Muschel, des oberen Nasenganges und der medialen Fläche der mittleren Muschel (vorn sogar noch ein wenig weiter herab), an der Nasenscheidewand etwa in gleichem Umfange nach abwärts. Die Pars respiratoria stellt der darunter gelegene Teil dar, an welchem sich keine Olfactoriuszweige ausbreiten, also das Gebiet des mittleren Nasenganges, der unteren Muschel, des unteren Nasenganges und der entsprechenden Teile an der Nasenscheidewand. — Nun sind allerdings beim Menschen im fertigen Zustande die Verhältnisse dadurch etwas vereinfacht, fast möchte man sagen schematisiert, daß ein wohlausgebildetes, funktionsfähiges Jacobson'sches Organ fehlt. Dieses erhält, wo es vorhanden ist, bekanntlich auch Olfactoriuszweige und gehört also insofern zur Regio olfactoria, zur Riechschleimhaut, von welcher es abstammt.

Nach den Angaben über die Verbreitung der Olfactoriuszweige in der Nasenschleimhaut der *Chelone* und dem soeben über die Begriffe Regio olfactoria und respiratoria Gesagten ist es selbstverständlich, daß man bei *Chelone*, von jeder besonderen Deutung zunächst einmal abgesehen, also ganz im allgemeinen, alle diejenigen Teile zur Regio olfactoria zu rechnen und damit eigentlich auch als Teile derselben zu bezeichnen hat, welche Olfactoriuszweige bekommen; das sind: der Recessus superior posterior (Gegenbaur's und Nick's Regio und Pars olfactoria), der Recessus superior anterior und Recessus inferior, welch letztere beide Gegenbaur und Nick zu ihrem Vorhofe oder Regio respiratoria rechnen. Allgemein gesprochen gehören also, auf Grund des Verhältnisses zum Olfactorius, auch der Recessus superior anterior und Recessus inferior zur Regio olfactoria, nicht nur der Recessus superior posterior. Aus diesem Grunde habe ich auch nicht die Gegenbaur'sche oder Nick'sche Bezeichnungsweise benützt.

Nun kommt allerdings noch eine spezielle Frage und spezielle Deutung hinzu: sie betrifft das Jacobson'sche Organ.

Bekanntlich ist die Anwesenheit und Abgrenzung eines solchen Organes bei den Schildkröten immer noch strittig.

Es fragt sich also, was man unter dem Jacobson'schen Organe zu verstehen habe; genauer, welches seine kennzeichnenden Eigentümlichkeiten sind.

Ich beschränke mich dabei, aus leicht begreiflichen Gründen, nämlich weil bei den Amphibien die Sache noch nicht genügend geklärt und der Anschluß der Amniotenverhältnisse an diejenigen der Amphibien auch noch ganz unsicher ist (siehe auch Zuckerkandl, 1910), auf die Amnioten, und gehe hier von dem Zustande derjenigen Formen aus, welche uns das Organ zweifelsohne in typischer Ausprägung, d. h. typischer Amniotenausprägung, zeigen: das sind namentlich die Saurier und Schlangen und die Säuger (unter letzteren natürlich nur diejenigen, bei welchen das Organ nicht zurückgebildet ist). Was finden wir hier? In erster Linie, daß das Organ, wie es eben die Bezeichnung „Organ" eigentlich auch erfordert, eine vollständige Selbständig-

keit gegenüber seinem Mutterboden, der Schleimhaut der eigentlichen Nasenhöhle, besitzt. Wie gesagt: diese Selbständigkeit ist morphologisch eigentlich ja im Begriffe „Organ“ gefordert. Denn was zu seinem Mutterboden in Unselbständigkeit beharrt, ist eben kein Organ für sich, sondern nur Teil eines Organes. Die Selbständigkeit erzielt das Organ bei den genannten Formen dadurch, daß es sich vom Mutterboden abschnürt. Dabei erwirbt es nun einen dauernden Zusammenhang mit der Mundhöhle, in welche es ausmündet, und zwar gleich hinter dem prämaxillären Gaumen[1]. Dies ist ein zweites, wichtiges Merkmal. Ferner liegt das Organ ausgesprochen medial, nahe der Medianlinie oder dem Septum nasi, und zugleich ventral, also nahe dem Boden. Endlich bekommt es die Zweige einer besonderen Olfactoriusgruppe, welche neben dem Septum abwärts verlaufen, also Zweige des medialen oder ventralen Olfactoriusastes.

Legen wir das alles zugrunde, so gehört also zum Begriffe „Jacobson'sches Organ“: 1. Selbständigkeit gegenüber dem Mutterboden, der Nasenschleimhaut; 2. Ausmündung durch einen Gang in die Mundhöhle; 3. Versorgung durch besondere (mediale) Olfactoriuszweige; 4. mediale und ventrale Lage.

Es ist klar: legen wir diese Merkmale dem Begriffe „Jacobson'sches Organ“ unter, dann haben die Schildkröten kein solches Organ.

Es fragt sich, ob wir alle diese Merkmale fordern müssen. Ich möchte dies bejahen. Vielleicht die mediale Lage ausgenommen; ursprünglich aber ist sie sicher vorhanden gewesen. Ich für meine Person möchte sie nicht ausnehmen, so wenig wie die ventrale Lage. Mindestens aber sind die drei anderen Merkmale zu fordern. Die Olfactoriusversorgung ist ja selbstverständlich; aber daß es bestimmte, am Septum entlang abwärts verlaufende, also mediale Olfactoriuszweige (N. vomeronasalis, Zuckerkandl, 1910, p. 3, Anm. 2) sind, das ist wichtig. Die Selbständigkeit und die Ausmündung in die Mundhöhle sind auf alle Fälle zu fordern: ohne Selbständigkeit liegt kein Organ im morphologischen Sinne vor, sondern nur ein Teil eines Organes; und ohne Zusammenhang mit der Mundhöhle fehlt jedenfalls die Möglichkeit zu derjenigen physiologischen Tätigkeit, welche offenbar dem typischen Jacobson'schen Organe der Amnioten eigentümlich ist und vielleicht in der Prüfung des in die Mundhöhle aufgenommenen Futters besteht, wie es Gegenbaur (Vergleichende Anatomie, Bd. I, p. 976) und Wiedersheim (Vergl. Anatomie, 4. Auflage, 1898, p. 234) annehmen.

Stellt man die hier angegebenen, wenn ich so sagen darf: strengeren Anforderungen, dann muß man sagen, daß die Schildkröten, oder wenigstens *Chelone*, kein Jacobson'sches Organ besitzen. Andererseits aber sind doch typische, mediale, neben dem Septum absteigende Olfactoriuszweige vorhanden, welche zu bestimmten, unten gelegenen, medialwärts gekehrten, mit Sinnesepithel versehenen, aber nicht selbständig gewordenen Teilen der Nasenschleimhaut hingehen; man wird sagen dürfen, daß diese, von den betreffenden Olfactoriuszweigen versorgten Teile potentiell und der Nervenversorgung nach denjenigen Teilen der Nasenschleimhaut entsprechen, welche bei anderen Formen, namentlich den oben genannten, zum Jacobson'schen Organe geworden sind. Das wären, nach meiner Darstellung, bei *Chelone imbricata*, vor allem Teile des Recessus inferior, diejenigen, zu welchen die betreffenden medialen, am Septum absteigenden Zweige des Olfactorius gehen (Textfig. 30—32, p. 157 u. 158).

Daß es diese Teile des Recessus inferior sind, also namentlich die mediale Wand der Pars posterior und die Pars anterior, lehren auch noch andere Tatsachen: diese Teile des Recessus inferior sind (Textfig. 30—32, p. 157 u. 158) teilweise medialwärts etwas ausgebuchtet, wie in Absonderung von den übrigen Teilen begriffen, und stehen in nächster nachbarlicher Beziehung zu dem medialen, nach oben, gegen das Septum nasi hin aufgebogenen Teile des Nasenkapselbodens (Textfig. 30—32, p. 157 u. 158), welcher zweifelsohne der Cartilago paraseptalis anderer Reptilien entspricht, wie es auch Nick dargetan hat (1912, p. 147, Fußnote). Gerade die Beziehungen

[1] Die Art und Weise der Ausmündung in die Mundhöhle kann Verschiedenheiten aufweisen. Solche Verschiedenheiten bestehen zwischen manchen Schlangen und den Sauriern in dem Ursprunge des Ausmündungsganges am Jacobson'schen Organe. Von beiden weichen wieder die Verhältnisse mancher Säuger ab. Auf Näheres kann ich hier nicht eingehen.

zur Cartilago paraseptalis sind aber für das Jacobson'sche Organ bezeichnend. Insbesondere finde ich im vorliegenden Falle der *Chelone imbricata* die laterale Lage der in Rede stehenden Teile der Pars posterior des Recessus inferior zu dem der Cartilago paraseptalis entsprechenden Knorpelabschnitte (vergl. Textfig. 30—32, p. 157 u. 158) besonders wichtig und für meine Auffassung sprechend.

Ich bin also, vor allem auf Grund des Verhältnisses zum Olfactorius, der Meinung, daß im Recessus inferior der *Chelone imbricata* diejenigen Teile enthalten sind, welche bei anderen Formen die Grundlage und den Mutterboden des Jacobson'schen Organes abgegeben haben.

Nun kommt aber noch hinzu, daß auch der Recessus superior anterior Zweige des medialen Olfactoriusastes erhält. Wie steht es nun damit? Wird dadurch auch dieser Recessus als zum Bereiche des Jacobson'schen Organes gehörig gekennzeichnet?

Der Recessus superior anterior und sein caudaler Blindsack scheinen mir gerade diejenigen Teile zu sein, durch welche in erster Linie und am meisten die auffallende Verschiedenheit der *Chelone*-Nasenhöhle von der Nasenhöhle anderer Schildkröten, etwa *Testudo*, *Emys*, *Chelydra*, bedingt wird. In diesen Teilen dürften besondere Eigentümlichkeiten der Seeschildkröten ausgeprägt sein und es wäre sehr dankbar, die Genese derselben zu verfolgen. Vermutungsweise könnte man, auf Grund der Versorgung durch mediale Olfactoriuszweige, zur Ansicht kommen, daß der Recessus superior und sein caudaler Blindsack auf die gleiche Anlage zurückzuführen seien wie der Recessus inferior, d. h. ein sekundäres Produkt derjenigen Anlage, aus welcher beim Embryo der Recessus inferior hervorgeht. Tatsächlichen Aufschluß über diese Frage kann aber nur die unmittelbare Beobachtung der Ontogenese geben, welche ich bisher nicht vornehmen konnte.

Ich komme nun wieder auf die Frage zurück, ob auch dieser Recessus superior anterior und sein caudaler Blindsack als zum Bereiche des Jacobson'schen Organes gehörig zu betrachten seien.

Nick meint (p. 140 und 141), man habe entweder die Sinnesepithelbezirke aller seiner Regio respiratoria zugezählten Recessus, also seines Recessus inferior, superior und medialis, zusammen als Jacobson'sches Organ aufzufassen, oder es läge „ein solches Organ vielleicht nur in dem Recessus medialis (das wäre also, nach meiner Bezeichnungsweise, in dem caudalen Blindsacke des Recessus superior anterior, d. Ref.) vor, wegen seiner Lage und seiner Gestalt; er zeigt Beziehungen zur Pars (Cartilago) paraseptalis ...., aus der nach Seydel ... der Jacobson'sche Knorpel der Säuger entsteht." Dazu habe ich zu bemerken: Gewiß ist die Sache unsicher, und ich will durchaus nicht meine Meinung als abschließend hinstellen. Was aber den Recessus medialis Nick's, also den caudalen Blindsack des Recessus superior anterior meiner Bezeichnungsweise, betrifft, so glaube ich, daß gerade er am wenigsten für die Ableitung des Mutterbodens des typischen Jacobson'schen Organes in Betracht kommt. Und zwar: erstens wegen der Art der Olfactoriusversorgung: wenn meine Auffassung der Olfactoriusgruppierung richtig ist, dann bekommt dieser Recessus seine Olfactoriuszweige zwar auch von dem medialen Aste, aber nicht von der neben dem Septum absteigenden ventralen, sondern von der dorsalen, oberen Gruppe desselben, welche oben neben dem Septum cartilagineum, zwischen diesem und dem Recessus superior posterior, liegen bleibt. Es ist aber noch nicht ausgemacht, oder sogar unwahrscheinlich, daß der mediale Olfactoriusast nur Zweige für das Jacobson'sche Organ führt, also ausschließlich Nervus vomeronasalis ist[1]. Zweitens wegen der Lage: bei *Chelone imbricata* liegt der caudale Blindsack des Recessus superior anterior (Textfig. 33 und 34, p. 158) zwar auch medial, neben dem Septum, indessen ganz oben in der Nasenhöhle, unter dem Tectum nasi; das typische Jacobson'sche Organ der Amnioten liegt auch medial, aber unten in der Nasenhöhle, neben dem unteren Rande des Septums, oder gar noch unterhalb desselben. Drittens scheint mir die Lage des Blindsackes zur Pars paraseptalis der Nasenkapsel nicht die charakteristische zu sein: die Tasche liegt, in einiger Entfernung, über dem oberen Rande des Knorpels (Textfig. 32 und 33, p. 158).

---

[1] Siehe auch Zuckerkandl 1910, p. 7, wo der Autor angibt, daß bei Reptilien der mediale (ventrale) Ast, neben dem N. vomeronasalis, häufig auch noch einen zweiten (schwächeren) Zweig, für die Schleimhaut des Nasenbodens, enthält.

Nach meiner Ansicht darf man also wenigstens bei den Cheloniiden — über die übrigen Schildkröten habe ich, *Emys* ausgenommen, bisher zu wenig eigene Erfahrung — nicht von einem Jacobson'schen Organe sprechen (wahrscheinlich gilt dies auch für die übrigen Schildkröten); man darf nur sagen, daß ihre Nasenschleimhaut mit Sinnesepithel ausgekleidete Bezirke enthält, aus welchen bei anderen Formen (Amnioten) das typische Jacobson'sche Organ hervorgegangen ist, und zwar durch Abschnürung von den übrigen Teilen der Schleimhaut. Diese Bezirke wären als Pars vomeronasalis zu bezeichnen und also gleichsam als Vorstufen eines Organon vomeronasale anzusehen. Bei *Chelone* sind dieselben, meines Erachtens, in Teilen des Recessus inferior zu suchen.

Jedenfalls nehmen alle Schildkröten, welche kein von den übrigen Teilen der Nasenschleimhaut in typischer Weise abgeschnürtes und dadurch selbständig gewordenes Jacobson'sches Organ haben, — vielleicht trifft dies für alle Schildkröten zu; doch ist das noch nicht sicher ausgemacht —, damit eine sehr primitive Stufe unter den Amnioten ein, wenn wirklich, was wohl nicht zu bezweifeln ist, bestimmte Bezirke der Riechschleimhaut potentiell dem typischen Jacobson'schen Organe anderer Formen entsprechen. Denn man wird es doch als einen ursprünglichen Zustand auffassen müssen, dieses Unterbleiben der Abschnürung, da man doch nicht gut annehmen kann, daß die Unselbständigkeit der betreffenden Teile bei den Schildkröten wieder sekundär aus einem bereits abgeschnürt, also schon selbständig gewesenen typischen Jacobson'schen Organe, welches ja seinerseits doch auch erst sekundär sich entwickelt hat, hervorgegangen sei. Es deuten also die Verhältnisse wohl auf Ursprünglichkeit und zeigen auch hier, daß die Schildkröten in vielem eine sehr altertümliche Gruppe, und offenbar sehr früh und tief am Amniotenstamme abgezweigt und dann ihre eigenen Wege gegangen sind.

Ich komme auf die Bezeichnungen „Regio olfactoria“ und „Regio respiratoria“ zurück: streng genommen wäre, nach dem Gesagten, in dem Cavum nasi proprium nur die Cella media, also diejenigen Teile, welche kein Sinnesepithel tragen, als Pars respiratoria zu bezeichnen. Funktionell dürfte sich bei *Chelone* kaum eine scharfe Grenze zwischen einer respiratorischen und einer olfactorischen Gegend ziehen lassen.

Ich möchte nun gleich hier noch einen weiteren Punkt kurz erledigen: die Muschelfrage.

Ich habe oben erwähnt, daß in den zwischen Cella media einerseits und Recessus inferior und Anfangsstück des Choanenganges andererseits sich von lateral her eindrängenden, von Nick laterale Grenzfalte genannten Weichteilvorsprung ein Vorsprung der Nasenkapsel, und zwar ihrer lateralen Wand, hineinragt (Textfig. 35, p. 158). Dieser Knorpelvorsprung setzt sich, in der beschriebenen Serie, nach vorn zu über das vordere Ende der Grenzfalte hinaus fort (Textfig. 32, p. 158) und zeigt, etwa in der Ebene des vorderen Endes des Recessus superior posterior (Textfig. 34, p. 158), an seiner Basis ein die Wand der Nasenkapsel durchbohrendes, auch von Nick (p. 159) für *Midas* angegebenes Loch. Caudalwärts geht derselbe in denjenigen Teil der Nasenkapsel über, welcher sich zwischen Recessus superior posterior und Choanengang gegen das Septum hin erstreckt, d. h. das Planum antorbitale (Textfig. 36, p. 159). Dieser leistenartige Knorpelvorsprung ist in der Serie 840 μ lang und verläuft, wie aus den Textfiguren 32—36, p. 158 u. 159, ohne weiteres hervorgeht, an der lateralen Wand der Nasenkapsel, etwa von der Ebene des vorderen Endes des caudalen Blindsackes des Recessus superior anterior bis zum Anfangsstücke des Choanenganges, in orocaudaler und nahezu horizontaler Richtung. Wichtig ist die Gestalt dieses Knorpelvorsprunges: wie die Textfig. 32—36, p. 158 u. 159, zeigen, handelt es sich eigentlich um das Ergebnis einer von außen her erfolgten Einbuchtung oder Einstülpung der lateralen Nasenkapselwand; denn der Vorsprung besteht deutlich aus zwei Blättern, einem oberen (dorsalen) und einem unteren (ventralen), welche medialwärts ineinander übergehen und dabei an diesem medialen Rande eine einfache Leiste bilden. Wenn wir nun, wie es auch Nick (p. 158) getan hat, erwägen, daß bei anderen Schildkröten an dieser Stelle die Glandula nasalis externa liegt, und weiter beachten, daß, wie es auch Seydel (1896, p. 423 und 484) und Gegenbaur (Vergleichende Anatomie, Bd. 1, p. 961 und 962) annehmen, die Entstehung der Muschel in ihren Anfängen höchstwahrscheinlich mit der Anwesenheit der Glandula nasalis externa verknüpft ist, indem durch diese Drüse

die laterale Wand der Nasenkapsel örtlich nach innen gedrängt wurde, so werden wir einerseits Form und Gestalt des Knorpelvorsprunges verstehen und begreifen, nämlich als Folge der ehemals bestandenen Anwesenheit der Glandula nasalis externa, welche bei den Seeschildkröten doch zweifelsohne erst sekundär verloren gegangen ist und nicht etwa ursprünglich fehlt; andererseits diesen Knorpelvorsprung als echte Muschel auffassen, und zwar als homolog der Concha der übrigen Reptilien, welche z. B. bei den Sauriern *(Lacerta)* die typischen Beziehungen zur Glandula nasalis externa erkennen läßt. Ich stehe daher nicht an, diese Ansicht bestimmt auszusprechen und zu vertreten, und sehe also, mit Gegenbaur (1873), in diesem Knorpelvorsprunge der *Chelone* eine echte wahre Muschel, welche homolog ist der Concha der Rhynchocephalen, Saurier, Schlangen und der echten Concha der Krokodile.

Nun ist aber im Bereiche dieser Concha der *Chelone* kein Sinnesepithel entwickelt. Welche Bewandtnis hat es damit?

Seydel unterscheidet (1896, p. 424) zwischen „echten" und „unechten" Muschelbildungen. Unechte sind alle diejenigen Vorsprünge der Nasenwände, „deren Entstehung und Gestaltung keine Beziehung zur Ausbreitung des Riechnerven hat". Als echte Muschelbildungen dagegen bezeichnet Seydel diejenigen „gegen das Lumen gerichtete Vorragungen der Nasenhöhlenwand, welche im Bereiche der Regio olfactoria entstehen, und die sich im direkten Dienste des Geruchssinnes zu umfänglichen Vorsprüngen entfalten können, indem ihre freie Oberfläche sich unter gleichzeitiger Entfaltung der Riechschleimhaut vergrößert. Es gehören also nur solche Bildungen hierher, die von ihrer ersten Entstehung an die Beziehung zur Endausbreitung des N. olfactorius besitzen. Dabei ist es gleichgültig, ob andere Faktoren bestehen, die den ersten Anstoß zur Bildung der Hervorragung geben, und welcher Art diese sind" (p. 423). Nach Seydel's Definition und Angabe besitzen *Testudo* und *Emys* in ihrem Muschelwulste eine echte Muschel. — Seydel unterscheidet dann (p. 423) zwischen „Muschelwülsten" und „Muscheln", eine Unterscheidung, welche sich auf die geringere oder größere Selbständigkeit des Vorsprunges bezieht und stützt.

Nach Seydel wäre also das wichtigste Merkmal des Charakters einer echten Muschel das Vorhandensein von Beziehungen zur Endausbreitung des Nervus olfactorius.

So leugnet denn der Autor (p. 425), daß das von Gegenbaur und Solger als echte Muschel angesehene Gebilde der *Chelone* eine echte Muschel sei. Dasselbe soll nur die Bedeutung und Aufgabe haben, „differente Abschnitte des Nasenhöhlenlumens voneinander abzugrenzen." „Echte Muschelbildungen vermisse ich sowohl bei den Seeschildkröten wie bei den Trionyciden" (p. 425).

Nun sagt aber Seydel (p. 424) selbst, daß eine echte Muschel sekundär, im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung, die Beziehungen zur Endausbreitung des Olfactorius verlieren, und dann eine andere Funktion übernehmen kann. In diese Gruppe zählt er „die mittlere (echte) Muschel der Vögel und die untere Muschel (Maxilloturbinale) der Säugetiere", „unter der durch Gegenbaur begründeten Voraussetzung, daß sie der Sauriermuschel homolog seien".

Dies letztere ist eine Ansicht, welcher ich durchaus zustimme.

Später (1899) aber hat dann Seydel die Homologie zwischen Maxilloturbinale der Mammalia und Concha der Reptilien (Saurier) verworfen und die Ansicht ausgesprochen, daß die untere Muschel der Mammalia niemals Beziehungen zum Riechepithel gehabt habe. Dem kann ich nicht zustimmen, so wenig wie Gaupp (1905/06, p. 829). Es kann doch wohl gewiß nicht zweifelhaft sein, daß die untere Muschel des Menschen, das Maxilloturbinale, eine echte Muschel ist; und ebensowenig ist es, m. E., zweifelhaft, daß dieses Maxilloturbinale des Menschen und der übrigen Mammalia der Concha der Reptilien, und also auch der soeben besprochenen der Schildkröten, homolog ist; eine Homologie, welche Gegenbaur bereits 1873 (p. 18—19) aufgestellt hat, welche in neuerer Zeit durch Beecker (1903, p. 573) weitere Stützen erhielt, von Solger (1876, p. 491), Peter (1901/06, p. 76 und 77), Gaupp (1905/06, p. 829), Wiedersheim (Vergl. Anatomie, 4. Aufl., p. 230),

Voit (1909, p. 583) vertreten wird, und welche zu prüfen ich selbst reichlich Gelegenheit hatte, bei meinen Untersuchungen über die Ontogenese und Phylogenese des Gaumens (1908), wobei ich dieselbe, namentlich auf Grund des Verhältnisses zum epithelialen Nasenschlauche und seinen einzelnen Teilen (in Übereinstimmung mit Beecker), als richtig befunden habe; weshalb ich sie vertrete. Die Concha inferior, das Maxilloturbinale, des Menschen trägt aber kein Sinnesepithel und dennoch ist es zweifelsohne eine echte Muschel. Danach kann die Tatsache, daß bei *Chelone*, wie es Nick berichtet, der in Rede stehende Knorpelvorsprung und die ihn überziehenden Weichteile nicht im Bereiche des Riechepithels liegen und nichts zu dessen Vergrößerung beitragen, m. E., gar keinen Grund abgeben gegen die Annahme und Überzeugung, daß hier eine echte Muschel vorliegt. Auch Nick kommt (p. 158 und 159), nach längeren Erwägungen und Vergleichen mit den Verhältnissen anderer Schildkröten, zu der Überzeugung, daß es sich hier, bei *Chelone*, um eine echte Muschel handelt, welche mit der Muschel der *Testudo* und *Chelydra* verglichen werden kann und muß. Aber schon bei diesen letzteren Tieren dient die Muschel nur noch teilweise der Ausbreitung der Riechschleimhaut[1]. — M. E. kann, namentlich auf Grund der Topographie, insbesondere des topographischen Verhaltens der Skeletteile zu den einzelnen Abschnitten des epithelialen Nasenschlauches, weder die Homologie der bei *Testudo*, *Emys*, *Chelydra* und *Chelone* die in Rede stehenden Muscheln stützenden Knorpelteile, also kurz der knorpeligen Conchae, angezweifelt werden, noch die Homologie dieser mit der Saurier- und Rhynchocephalenconcha.

Chelone hat also eine echte Muschel, und zwar die Muschel der übrigen Reptilien, das Homologon des Maxilloturbinale der Mammalia.

Ich bemerke hier noch ausdrücklich, daß es mir im Voranstehenden durchaus nicht auf eine ausgedehnte Erörterung des Muschelproblems und der Frage des Jacobson'schen Organes ankam, weshalb ich auch von der Anführung der Literatur fast ganz abgesehen habe.

In der Muschelfrage habe ich nur meine Ansicht aussprechen wollen, namentlich auch über die Homologie zwischen Reptilienconcha und Maxilloturbinale der Mammalia; eine Homologie, welche ich seit einer Reihe von Jahren an zahlreichen Embryonalserien der verschiedenen Reptilien (Rhynchocephalen, Saurier, Schlangen, Schildkröten und Krokodile) und Mammalien (*Didelphys*, *Erinaceus*, *Talpa*, *Lepus*, *Felis*, *Homo*) immer wieder von neuem geprüft habe. Bei eingehenderer Darstellung hätte ich vor allem die Arbeiten Seydel's, welcher in einer späteren Schrift, wie bekannt und oben schon erwähnt, die hier vertretene Homologie leugnet und bekämpft, eingehender zu berücksichtigen gehabt. Ich begnüge mich hier mit einem kurzen Hinweis auf diese Arbeiten: 1891, über die Nasenhöhle der höheren Säugetiere und des Menschen; 1899, über Entwicklungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache der *Echidna* usw.; 1896, die mir leider erst in allerletzter Stunde zugänglich gewesene Arbeit über die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Land- und Sumpfschildkröten[2]; endlich: 1895, über die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Amphibien.

Auch in der Frage des Jacobson'schen Organes habe ich nur kurz meine eigene Meinung aussprechen und dabei einige Punkte besonders hervorheben und als wichtig, m. E. sogar unerläßlich für den Begriff „Jacobson'sches Organ", wenigstens bei Amnioten, dartun wollen; so die Selbständigkeit gegen den Mutterboden, die Ausmündung in die Mundhöhle und der Zusammenhang mit dieser, die Lage; Faktoren, welche, in dem von mir verwerteten Sinne, bisher, wie mir scheint, zu wenig gewürdigt worden sind. Hätte ich eingehender verfahren wollen, so hätte ich, neben einigen der angeführten Seydel'schen Arbeiten, aus neuerer Zeit vor

[1] Nick hebt dies ausdrücklich hervor; er sagt (p. 158): „Der Ausbreitung der Riechschleimhaut dient die Vorwölbung schon bei *Testudo* und *Chelydra* nur zum Teile, die Leiste bei *Chelonia* aber nicht viel weniger, da sich das Riechepithel hier gerade bis auf die Oberseite der die Pars olfactoria scharf abgrenzenden, durch die Knorpelleiste gestützten lateralen Grenzfalte erstreckt."

[2] Ich habe diese Arbeit erst in allerletzter Stunde, unmittelbar vor Abschluß der Arbeit, leihweise aus der Kgl. Bibliothek zu Berlin erhalten. Ich habe daher dieselbe leider nicht eingehend berücksichtigen können, sondern mußte mich damit begnügen, einige besonders wichtige Angaben und Ansichten des Autors nachträglich in mein Manuskript einzufügen. Zuvor hatte ich die Arbeit nach Nick's Darstellung zitiert.

allen Dingen zwei Arbeiten Zuckerkandl's heranziehen müssen: 1. sein zusammenfassendes Referat in den Ergebnissen der Anatomie (Bd. 18); 2. seine Arbeit über die Wechselbeziehungen in der Ausbildung des Jacobson'schen Organes und des Riechlappens usw. (1910).

In der ersten Arbeit des Autors werden, an der Hand der gesamten Literatur, die morphologischen Verhältnisse des Jacobson'schen Organes aller Gruppen der Amphibien, Reptilien und Mammalien besprochen; ferner der Jacobson'sche Knorpel, die Beziehungen des Riechlappens und Riechnerves zum Jacobson'schen Organe, die Funktion des letzteren. — Aus des Autors Darstellung geht hervor, wie wenig Tatsächliches eigentlich bekannt ist. Die Homologie des sogenannten Jacobson'schen Organes der Amphibien und desjenigen der Amnioten ist danach noch nicht erwiesen: „es fehlt an Angaben, welche die Gleichwertigkeit der identifizierten Organe bei den Amphibien und Amnioten über jeden Zweifel hinstellen würden" (p. 816). Die Verhältnisse der Schildkröten sind noch lange nicht eindeutig klargestellt. Der ventrale Olfactoriusast geht bei denjenigen Reptilien, welche ein typisches Jacobson'sches Organ haben, also den Sauriern und Schlangen, an die Area vomeronasalis, welche ihren Sitz an der medialen Fläche des Riechstieles hat, und sich entweder direkt an das Stratum glomerulosum des Bulbus anschließt oder von demselben durch einen Zwischenraum getrennt ist; ihre Entfaltung und Größe stehen in unmittelbarer Abhängigkeit von der Entfaltung und Größe des Jacobson-schen Organes. Bei den Schildkröten ist das Vorhandensein einer solchen Area noch nicht ganz sichergestellt, wenn man auch bei *Emys* wohl von „einer wenn auch nicht besonders gut entwickelten Area vomeronasalis sprechen könnte" (p. 840). Auch ist noch zu beweisen, „daß die Nerven der Pars respiratoria nasi zu der als Area vomeronasalis bezeichneten Stelle verlaufen" (p. 840). Über die Funktion des Jacobson'schen Organes sind nach Zuckerkandl's Zusammenstellung unsere Kenntnisse höchst mangelhaft (p. 843).

In der zweiten Arbeit behandelt Zuckerkandl u. a. das Verhalten des Riechnerven, und beschreibt dabei auch seine eigenen diesbezüglichen Befunde an einem Exemplar von *Emys europaea* (p. 34). Daraus geht hervor, daß es bei dieser Schildkröte, wegen gewisser Verhältnisse, nicht leicht (nicht so leicht wie bei anderen Reptilien) ist, den Ramus ventralis und Ramus dorsalis des Olfactorius gesondert zu verfolgen, nämlich weil sie unterwegs streckenweise zu einem „Olfactorius communis" zusammenfließen.

Einige näheren Angaben Zuckerkandl's mögen hier Platz haben. — Der dorsale (laterale) Ast des Olfactorius nimmt, im Bereiche des Foramen olfactorium, einen Zweig des ventralen (medialen) Astes auf. Dann, in der Schädelhöhle, verbinden sich die beiden Äste, durch Aneinanderlagerung, zu einem „Olfactorius communis", und noch weiter zurück erscheint der Olfactorius wie ein vollkommen einheitlicher Strang. Schließlich zerfällt er wieder in zwei Äste, einen stärkeren lateralen und einen schwächeren medialen. Der laterale geht zur Spitze und ventralen Fläche des Bulbus olfactorius; der mediale (ventrale) zur Innenseite des Riechkolbens und endigt in der Glomerulosa, welche die obere Hälfte der medialen Fläche und die dorsale Fläche des Bulbus bekleidet.

Ich selbst kann über den Olfactorius der *Chelone*, diesseits des Foramen olfactorium, also in der Schädelhöhle, unter Zugrundelegung der Befunde in der Serie des Modellembryos und des Embryos mit 10,7 mm Msl, folgendes berichten:

Caudalwärts vom Foramen olfactorium liegen die beiden Äste des Olfactorius in den meisten Schnitten so dicht beisammen, daß sie topographisch oft nicht mit Sicherheit auseinanderzuhalten sind, und nur das schon erwähnte Merkmal des dunkleren Aussehens des medialen Astes (im Hämalaunpräparate, fixiert in Chromsäure, Stückfärbung mit Hämalaun) es ermöglicht, diesen Ast mit einiger Sicherheit heraus zu erkennen. Danach liegt auf der ersten Strecke caudal vom Foramen olfactorium der mediale Ast nicht nur medial, sondern zugleich etwas weiter unten (ventral), so daß er den oberen Rand des lateralen Astes nicht erreicht, den unteren desselben aber, nach unten zu, etwas überragt. Weiter zurück, kurz vor der Spitze des Bulbus olfactorius, verändert sich dann die gegenseitige Lage der beiden Äste: der mediale Ast kommt etwas höher zu liegen als vorn, so daß er jetzt

auch unten von dem lateralen Aste, welcher am höchsten ist, überragt wird. Dies wird offenbar durch die hier beginnende büschelförmige Auseinanderstrahlung der einzelnen Teile des lateralen Astes bewirkt. Der laterale Ast umgreift dann, mit seinen Fasern, die Spitze des Bulbus vornehmlich oben, an der (lateralen) Seite und unten, und es treten die Fasern alsbald ein, mit Ausnahme einer großen Anzahl der Fasern an der ventralen Seite des Bulbus, welche, die ganze Breite der ventralen Bulbusfläche einnehmend und sogar noch etwas auf die laterale und mediale Seite nach oben zu übergreifend, erst weiter hinten, im Bereiche des vordersten Teiles des Bulbusventrikels, eintreten. Die medialen Olfactoriusäste der beiden Seiten kommen, gegen die Bulbi hin, dicht aneinanderzuliegen, und bleiben zunächst (ob ganz oder teilweise, konnte ich nicht feststellen) zwischen den vorderen Teilen der beiden Bulbi, auf deren medialer Seite, liegen; erst weiter hinten, im Bereiche des vorderen Teiles des Bulbusventrikels, tritt dann jeder mediale Ast an der medialen Seite seines zugehörigen Bulbus in diesen ein. Die Glomerulosa finde ich hier etwas verdickt (Area vomeronasalis, Zuckerkandl, 1910), aber nur sehr wenig. Dagegen erscheint mir die Glomerulosa an der Eintrittsstelle der ventralen Teile des lateralen Astes sehr verdickt. — Im ganzen stimmen meine Befunde an *Chelone* mit denjenigen Zuckerkandl's an *Emys* überein. Offen muß ich lassen, ob nicht der mediale Ast einen Zweig zum lateralen abgibt, was nicht unwahrscheinlich ist.

Das Knorpelskelett der Ethmoidalregion der *Imbricata* (Fig. 1, 3 und 5, Taf. 1, 3 und 6) stimmt in sehr vielem durchaus überein mit demjenigen der *Midas* nach Nick's Darstellung. Immerhin finde ich, wenigstens auf der Stufe meines Modelles, gewisse Besonderheiten bei *Imbricata.*

Die beiderseitigen Nasenkapseln bilden, bei äußerer Betrachtung, ein einheitliches Ganzes, welches im Inneren, durch ein Septum, in zwei Teile, mit je einem Hohlraume, der rechten und linken Nasenhöhle, zerlegt wird. An jeder Hälfte sind eine vordere (orale) Wand (Paries anterior, z. T. auch als Cupula zu bezeichnen), eine caudale (Paries antorbitalis, Planum antorbitale — Gaupp), eine obere, (dorsale, Tectum nasi, Gaupp), eine untere (ventrale, Solum nasi, Gaupp), eine mediale (Septum nasi) und eine laterale (Paries lateralis, Paries nasi nach Gaupp) zu unterscheiden. Alle diese Wände hängen untereinander zusammen.

Die mediale Wand, das Septum nasi, ist die unmittelbare Fortsetzung des Interorbitalseptums. Seine Form auf dem Querschnitte (in dorsoventraler Richtung) ist nicht etwa überall gleich, sondern recht wechselnd. Im allgemeinen kann man sagen, daß es einen verdickten, im caudalen und oralen Teile abwärts keilförmig zugeschärften (Textfig. 27 u. 29, p. 157, und 36—40, p. 158 u. 159), in den mittleren Teilen (Textfig. 30—35, p. 157 u. 158) abgerundeten oder mehr ebenen unteren Rand hat, ebenso einen etwas verdickten oberen Rand, dazwischen aber meistens verhältnismäßig dünn ist. Caudal ist sein oberer Rand, zwischen den Commissurae sphenoethmoidales, gegen den oberen Rand des Interorbitalseptums durch eine Stufe abgesetzt, indem das Interorbitalseptum hier um ein Stück niedriger ist, so daß das Nasenseptum gegen dieses plötzlich, nach Art einer Treppenstufe, abfällt (Fig. 5 und 2, Taf. 6 und 2). Im übrigen geht der obere Rand des Nasenseptums, nach beiden Seiten hin, in die dorsale Wand der Nasenkapseln, das Tectum nasi, unmittelbar über (Textfig. 29 bis 36, p. 157—159), und zwar in der ganzen sagittalen Ausdehnung des Tectums, bis vorn ins Gebiet des caudalen Teiles der Fenestra narina (Fig. 5 und 2, Taf. 6 und 2), wo sich, jederseits lateral von der Medianlinie, aus dem Tectum eine, die Fenestra narina zunächst oben (dorsal) medial, dann weiterhin auch vorn medial begrenzende, rundliche Spange entwickelt, welche ich Taenia paranarina nenne, und welche nach vorn zu zunächst mit der anderseitigen Spange konvergiert, ohne sich mit derselben zu vereinigen, dann sich aber von derselben wieder entfernt (Fig. 5, Taf. 6). Mit diesen beiden Spangen ist der obere Rand des Septums nicht mehr verbunden, sondern liegt, inmitten derselben, frei zutage, jedoch in einer tieferen Ebene als die Spangen (vergl. auch Textfig. 27 und 28, p. 157).

Es ist also der obere Rand des Septum nasi nur im caudalen, zwischen den beiden Commissurae sphenoethmoidales, und im oralen, zwischen den beiden Taeniae paranarinae gelegenen Teile frei und ohne Verbindung

mit den seitlichen Teilen. So entstehen an den beiden genannten Stellen Fissuren: in dem caudalen Teile zwei, auf jeder Seite eine, zwischen dem Septum und der Cartilago (Commissura) sphenoethmoidalis, welche, als Foramen olfactorium, dem Austritte des Olfactorius aus der Schädelhöhle dient (Fig. 5 und 2, Taf. 6 und 2, und Textfig. 37 u. 38, p. 157 u. 158); vorn eine einzige, unpaarige. zwischen den beiden Taeniae paranarinae und über dem Rücken des hier befindlichen Septumteiles gelegen (Fig. 5, Taf. 6). Diese letztere Fissur, welche man Fissura supraseptalis nennen könnte, wird caudal vom Vorderrande des Tectums, seitlich von den beiden Taeniae paranarinae, vorn von der Wurzel des Rückens des Rostrums begrenzt (Fig. 5, Taf. 6), ist im caudalen und oralen Teile weiter als im mittleren Teile (infolge der Konvergenz der beiden Taeniae) und führt abwärts, seitlich an ihrem Boden, dem Rücken des hier gelegenen Septumteiles vorbei, jederseits in die Nasenhöhle (Fig. 5, Taf. 6, und Textfig. 28, p. 157), und in seitlicher Richtung, unter den Taeniae vorbei, ins Gebiet der beiden Fenestrae narinae (Fig. 5, Taf. 6, und Textfig. 28, p. 157).

An jeder Taenia paranarina sind zwei Abschnitte zu unterscheiden: ein hinterer, dorsaler, mehr horizontal verlaufender, die Fenestra narina oben begrenzender, und ein vorderer, abwärts verlaufender, die Fenestra narina vorn medial begrenzender (Fig. 5, Taf. 6, Textfig. 27 und 28, p. 157). Ich nenne den ersten Pars supranarina der Taenia paranarina, oder auch kurz Taenia supranarina, den letzten Pars praenarina der Taenia paranarina, oder auch kurz Taenia praenarina. Alle diese Namen ergeben sich aus der Lage zur Fenestra narina. Die Taenia supranarina kann man noch zum Tectum rechnen, die Taenia praenarina gehört zur Vorderwand der Nasenkapsel.

In diesem vorderen Teile fällt der dorsale Rand des Septums vorwärts sehr schnell und steil ab und setzt sich, nach außen und vorn von der Vorderwand der Kapsel, in den Rücken des Rostrums fort, dessen unterer Rand die Fortsetzung des unteren Septumrandes bildet; wie überhaupt das ganze Rostrum als eine zugespitzte Fortsetzung des Nasenseptums, die aber zugleich auch in der Vorderwand wurzelt, aufzufassen ist (Fig. 5 und 1, Taf. 6 und 1).

Auch der untere Rand des Septums zeigt kontinuierliche Verbindungen mit den Nachbarteilen, also mit Teilen der unteren Kapselwand, des Solum nasi (Fig. 3, Taf. 3, und Textfig. 32—34, p. 158). Diese Verbindungen liegen vor und hinter einem länglichen, neben dem Unterrande des Septums gelegenen Spalt (Fig. 3, Taf. 3, und Textfig. 29—31, p. 157 u. 158), welchen man Fissura paraseptalis inferior nennen könnte, und dessen caudalster Teil dem Foramen praepalatinum (Seydel, Nick) entspricht. Die caudal von der Fissur gelegene Verbindung ist recht breit (Fig. 3, Taf. 3) und liegt medial vom caudalen Teile der Pars posterior des Recessus inferior (Textfig. 32—34, p. 158); die vor der Fissur gelegene (Fig. 3, Taf. 3) dagegen sehr schmal (wenigstens auf der Stufe des Modelles; später wird sie wohl breiter) und liegt unter dem vorderen Ende der Pars anterior des Recessus inferior. Diese vordere Verbindung darf man wohl, im Sinne Gaupp's, als Lamina transversalis bezeichnen, wie sie bei anderen Reptilien (z. B. den Sauriern) und auch bei den Mammalien (ausgenommen den Menschen) vorhanden ist. Kunkel (1912, Journal of Morphology) gebraucht die gleiche Bezeichnung bei *Emys*. Dagegen dürfte die caudale Verbindung wohl kaum der Lamina transversalis posterior, wie sie bei manchen Säugern vorkommt, z. B. bei *Talpa* nach E. Fischer (1901), bei *Manatus* nach E. Matthes (1912), gleichzusetzen sein.

Im Gebiete dieser caudalen Verbindung von Septum und Solum nasi findet sich, in ausgezeichneter Weise, eine Zona anularis (Gaupp) ausgebildet, indem hier (Textfig. 32—34, p. 158) Septum, Tectum, Paries lateralis und Solum nasi zusammen eine ringsum geschlossene Knorpeleinheit mit verschiedenen Teilen bilden.

Nun wären noch folgende Einzelheiten vom Septum und seiner unmittelbaren Nachbarschaft hervorzuheben:

Ganz vorn, im Bereiche des vorderen Endes der Pars anterior des Recessus inferior, also kurz vor dem Übergange in das Rostrum, ist das Septum auffallend dick und breit (Textfig. 27, p. 157), und geht seitlich

unmittelbar in die vordere Wand der Nasenkapsel (vordere Kuppel) über, ist also mit dieser homokontinuierlich verbunden (Fig. 5, auf Taf. 6). Aber schon gleich hinter dem vorderen Ende der Pars anterior des Recessus inferior (Textfig. 28 und 29, p. 157) wird das Septum im ganzen verhältnismäßig recht dünn, ganz besonders dünn aber im Bereiche des genannten Recessus. Das Letztere ist die Wirkung einer starken, medianwärts gerichteten Ausdehnung des Recessus; der letztere kommt so hier in eine deutliche Nische des Septums zu liegen (Textfig. 28 u. 29, p. 157), welche weiter caudal allmählich verstreicht (vergl. Textfig. 30 u. 31, p. 157 u. 158), indem das Septum, in den betreffenden Teilen, mehr gleichmäßig dick wird. Eine Fenestra septi aber, wie sie Nick an dieser Stelle beim reifen Embryo der *Midas* (p. 148) und auch *Dermochelys* gefunden und abgebildet hat (s. seine Taf. 11, Fig. 64, *Dermochelys*; Taf. 12, Fig. 70, *Chelone midas*; Taf. 9, Fig. 46, *Dermochelys*; Fig. 51, *Chelone midas*), finde ich bei *Imbricata* nicht; wenigstens nicht auf der Stufe meines Modelles (Textfig. 27—30, p. 157); auch nicht auf den dieser vorausgehenden jüngeren Stufen (z. B. beim Embryo mit 10,7 mm Msl). Sollte später, was ich nicht weiß, auch bei *Imbricata* an dieser Stelle eine Fenestra vorhanden sein, so kann sie also nur sekundär, durch Rückbildung des Knorpels zu Bindegewebe, entstehen. In dieser Hinsicht verdient erwähnt zu werden, daß auf der erwähnten jüngeren Stufe (Embryo mit 10,7 mm Msl) das Septum, welches bereits jungknorpelig ist, wie im allgemeinen, so besonders auch an der in Rede stehenden Stelle wesentlich dicker ist als auf der Stufe des Modellembryos, wenngleich die betreffende Stelle auch bereits hier angedeutet ist. Es hat also doch offenbar eine Dickenreduktion des Septums statt.

Überhaupt ist das Septum nasi, sowohl auf der Stufe des Modelles wie auf der genannten jüngeren, ohne jegliches Fenster, also vollkommen geschlossen.

Auch für den caudalen Blindsack des Recessus superior anterior kann man an dem Septum insofern eine, allerdings recht flache, Nische erkennen, als (Textfig. 32—34, p. 158) das Septum sowohl etwas nach unten vom unteren Rande der Tasche eine leistenartige Verdickung aufweist, als auch oben, beim Übergange in das Tectum nach beiden Seiten hin, eine allmähliche Anschwellung und seitliche Ausladung erleidet.

Die genannte, nach unten von dem Recessus gelegene, leistenartige Verdickung beginnt vorn, im Bereiche der Pars anterior des Recessus inferior, ganz unten, nicht sehr weit vom unteren, verdickten Rande des Septums (Textfig. 29 u. 30, p. 157), gegenüber dem medialen Rande der Pars paraseptalis des Solum nasi; verläuft dann, von hier aus, schräg nach hinten und oben (Textfig. 30—34, p. 157 u. 158), indem sie sich immer mehr vom unteren Septumrande entfernt und dadurch selbständiger erscheint als ganz vorn, wo sie sich eben von dem verdickten unteren Teile des Septums weniger deutlich abhebt (Textfig. 29, p. 157). Im Bereiche des caudalen Endes des hinteren Blindsackes des Recessus superior (Textfig. 34, p. 158) erreicht die Leiste etwa die Mitte der Höhe des Septums und wendet sich dann von hier fast senkrecht nach oben, bis zum Übergange des Septums ins Tectum hinauf; daher erscheint an dieser Stelle (Textfig. 35, p. 158), auf dem Querschnitte (in dorsoventraler Richtung), der obere Teil des Septums dicker als der untere. — Die Leiste umsäumt also, am Septum, den ventromedialen Rand der Cella media (Textfig. 29 und 30, p. 157), und den gleichen sowie den caudomedialen Rand des hinteren Blindsackes des Recessus superior anterior (Textfig. 30—35, p. 157 u. 158).

Eine merkwürdige Besonderheit ist dadurch gegeben, daß diese leistenartige Verdickung des Septums, und zwar in ihrem caudalen Abschnitte, von einem seitlich von ihr, in den Weichteilen des Septums gelegenen, isolierten Knorpelstreifen begleitet wird, welcher auf der Stufe des Modelles noch jungknorpelig ist (Textfig. 33 und 34, p. 158). Dieser Knorpelstreif beginnt vorn etwa in gleicher Ebene mit dem vorderen Ende des caudalen Blindsackes des Recessus superior anterior (Textfig. 33, p. 158), verläuft, ein wenig schräg nach oben aufsteigend, caudalwärts bis zur Ebene des caudalen Endes des Blindsackes (Textfig. 34, p. 158), und wendet sich dann, mit der Septumsleiste, nach oben, gegen das Tectum hin, ohne jedoch dasselbe ganz zu erreichen (wenigstens auf der Stufe der Modellserie). Ich habe vorhin gesagt, der Knorpelstreifen sei völlig isoliert. Das bedarf einer Erläuterung und Ergänzung. Die Angabe bezieht sich auf die Tatsache, daß in der Modellserie nirgends eine knorpelige

Verbindung des Streifens mit einem Nachbarknorpel vorhanden ist. Immerhin besteht eine Verbindung, aber anderer Art: nämlich ganz vorn (vergl. Textfig. 32 und 33, p. 158), zwischen dem vorderen Ende des Streifens (Textfig. 33, p. 158) und dem oberen Rande des nach oben, gegen das Septum hin, aufstrebenden Teiles des Nasenbodens (Textfig. 32 und 31, p. 158), welchen wir als Pars paraseptalis kennen lernen werden. Diese Verbindung wird aber, zwischen den ganz nahe beieinander liegenden beiden Knorpeln, durch verdichtetes Bindegewebe hergestellt, und zwar solches Bindegewebe, wie wir es schon an anderer Stelle kennen gelernt haben, z. B. an der Decke der Regio otica, als Vorläufer der hier später vorhandenen Teile des knorpeligen Tectum posterius. Danach erscheint es mir nicht unwahrscheinlich, daß hier, auf späterer Stufe, eine knorpelige Verbindung zu finden sein wird. Doch kann ich darüber nichts sagen. Jedenfalls wäre dann die genetische Ableitung des Knorpelstreifens von der Pars paraseptalis nahegelegt.

Noch ein paar Worte über das Rostrum! Wie schon gesagt, bildet das Rostrum die unmittelbare Fortsetzung des Nasenseptums. An der Grenze zwischen Rostrum und Septum geht die vordere Wand der Nasenkapsel, welche die Pars anterior des Recessus inferior vorn umschließt, in das Septum und Rostrum unmittelbar über (Fig. 5, Taf. 6, Textfig. 27, p. 157, rechts oben). Das Rostrum ist etwa dreieckig; die Basis bildet den Zusammenhang mit dem Septum, die Spitze liegt vorn. Es hat demnach einen oberen und unteren Rand, eine rechte und linke Seite. Der obere Rand verläuft steil, indem er von vorn unten nach hinten oben aufsteigt und in den oberen Rand des Septums übergeht. Auch der untere Rand verläuft aufsteigend (Fig. 1 auf Taf. 1), aber viel weniger steil, viel, viel schräger als der obere, und setzt sich schließlich in den unteren Septumsrand fort. Ohne Zweifel ist dieses Rostrum nichts anderes als Parker's „prenasal cartilage". Auch Nick hat denselben, als „Pränasalknorpel", (p. 146) bei *Midas* beschrieben, und gefunden, daß derselbe über das Solum nasi nach unten hinausragt. Soweit ich mir nach Nick's Darstellung und Abbildungen (auf Taf. 12) eine Vorstellung bilden kann, ragt dieser „Pränasalknorpel" der *Midas* nach vorn lange nicht so weit vor, daß er das vorderste Ende der Nasenkapsel, wie überhaupt des ganzen Chondroneurocraniums, bildet, sondern liegt, mit seinem vorderen Ende, wesentlich weiter zurück als die seitlichen Teile[1]. Dies ist nun bei *Imbricata* ganz anders (Fig. 1 und 5, Taf. 1 und 6): hier ragt das Rostrum weit vor, überragt alle seitlichen Teile der Nasenkapsel nach vorn zu beträchtlich, bildet, mit seiner Spitze, wirklich das vorderste Ende des Chondroneurocraniums; und die Spitze liegt in gleicher Ebene mit dem äußersten vorderen Ende des Prämaxillare (Fig. 3 und 5, Taf. 3 und 6). Bei *Imbricata* also liegt wirklich das vor, was man ein Rostrum nennt.

Schließlich noch ein Wort über den caudalen Teil des oberen Septumrandes.

Ich habe oben gesagt, daß derselbe stufenartig gegen das Interorbitalseptum abfällt. Wie nun Fig. 2 und 5, (Taf. 2 und 6), lehren, erstreckt sich der erhöhte Teil des Septums weit caudal zwischen die Cartilagines sphenoethmoidales zurück, so weit, daß der hinterste Abschnitt desselben, also der eigentlich stufenartig abfallende, streng genommen nicht mehr im Bereiche der Ethmoidalregion liegt. Wenn ich trotzdem diesen ganzen Teil des oberen Septumrandes noch zur Nasenkapsel, zum Nasenskelette rechne, so geschieht dies aus folgenden Gründen: 1. geht dieser erhöhte Teil des Septums vorn unmittelbar in das Tectum nasi über, erscheint also gleichsam wie ein Fortsatz desselben, so daß man in einem gewissen Sinne von einem Processus tectalis sprechen könnte; 2. liegt der vordere Teil desselben durchaus im Bereiche der Ebenen des Planum antorbitale; 3. ragt der Fortsatz caudalwärts auch nicht weiter vor als die Cartilago hyperchoanalis (Fig. 1, Taf. 1), welche doch wohl vom Ethmoidalskelette abzuleiten ist.

---

[1] Bei Gaupp (1905/06, p. 788), welcher wohl ebenfalls *Midas* im Sinne hat, heißt es jedoch: „Zwischen den Nasensäcken entsteht in der Verlängerung des Septum interorbitale das Septum nasi, vorn (bei *Chelone*, nach Parker) als kurzer Pränasalknorpel über die Nasenkapsel hinaus vorspringend." Mir scheint, nach Parker's Darstellung und Abbildungen (vergl. z. B. seine Fig. 1 auf Taf. XII), bei *Midas* (the green turtle) nicht der Pränasalknorpel am weitesten nach vorn zu ragen, sondern die seitlichen, um die Fenestra narina gelegenen Teile, welche Parker „alinasal" nennt; die Dinge also ähnlich zu liegen wie nach Nick's Darstellung.

Übrigens ist die Sache von untergeordneter Bedeutung. Bemerkt sei nur noch, daß die treppenartige Stufe derjenigen Stelle entspricht, an welcher wir die kleine Lücke zwischen Septum und Wurzeln der Cartilagines (Commissurae) sphenoethmoidales kennen gelernt haben (Fig. 1, Taf. 1).

Das Tectum nasi (Fig. 5 und 2, Taf. 6 und 3) zeigt, außer einem Foramen auf jeder Seite, und zwar etwa in der Übergangslinie in die laterale Wand und näher dem caudalen als dem vorderen Rande, keinerlei Durchbruch, ist also vollständig geschlossen. — Das genannte Foramen dient dem Austritte des Ramus lateralis des Nervus ethmoidalis (vom ersten Trigeminusaste) und entspricht also dem Foramen epiphaniale (Gaupp) der Saurier und anderer Formen, wiewohl das letztere eine etwas andere Lage hat (etwa in der Mitte der Seitenwand, Gaupp 1905/06, p. 587). Auf den epithelialen Nasenschlauch bezogen, liegt es bei *Imbricata* (Textfig. 36, p. 159) im Bereiche des vorderen Teiles des Recessus superior posterior (der Regio und Pars olfactoria nach Gegenbaur und Nick). — Der caudale Rand des Tectums setzt sich, wie schon angegeben, zwischen den beiden Cartilagines sphenoethmoidales, in den oberen erhöhten Teil des Septumrandes fort. Davor zeigt es, in der Medianebene, eine längliche Vertiefung, Fossa dorsalis s. Fossa tecti (mediana) (Fig. 5 und 2, Taf. 6 und 2, und Textfig. 34—36, p. 158 und 159), welche nur die caudale Hälfte der Oberseite einnimmt, und sich nicht, wie es Nick für *Midas* beschreibt (p. 163), bis ganz vornhin fortsetzt. Die seitlichen Ränder der Fossa erheben sich mehr allmählich, erreichen aber die höchste Erhebung bereits vor dem Foramen epiphaniale und seiner Sagittalebene (Textfig. 36, p. 159); der die Grube vorn abschließende Wall, welcher natürlich quer gestellt ist, ist viel steiler (Fig. 5 und 2, Taf. 6 und 2). Beim Modellembryo ist die Grube flacher als beim jüngeren Embryo mit 10,7 mm Msl, bei welchem in der Grube der Länge nach ein Gefäß verläuft. — Die vordere Hälfte des Tectums fällt, von dem die Grube vorn begrenzenden Walle an, vorwärts ziemlich steil ab (Fig. 5 und 1, Taf. 6 und 1), bis zur Wurzel der beiden, mehr horizontal verlaufenden Taeniae paranarinae und dem in gleicher Ebene liegenden caudalen Rande der beiden Fenestrae narinae. — Daß das Tectum in ganzer Länge in den oberen Rand des Septums übergeht, wurde schon gesagt.

Die laterale Wand (Paries lateralis; Paries nasi Gaupp) ist (Fig. 1, Taf. 1, Textfig. 27—36, p. 157 bis 159), wie das Tectum, nahezu ganz geschlossen. Vorn oben wird sie durch die Fenestra narina beeinträchtigt, und außerdem weist sie ein noch näher zu beschreibendes Foramen auf (Textfig. 34, p. 158, Fig. 1, Taf. 1). Vorn unten stößt sie, mit scharfem Rande, an die vordere Wand (Paries anterior), während sie hinten oben in das Planum antorbitale, hinten unten in einen caudal- und leicht medialwärts gerichteten Fortsatz, die Cartilago ectochoanalis, übergeht. Um den unteren seitlichen Rand biegt sie im Bogen in das Solum, wie um den oberen seitlichen Rand in das Tectum nasi um, mit beiden kontinuierlich zusammenhängend. — Im allgemeinen ist der Paries lateralis ziemlich steil gestellt und hoch, insbesondere in seinem caudalen Teile; im Vergleich dazu sind Tectum und Solum, namentlich das letztere, schmal. Daher überwiegt an der Nasenkapsel der *Chelone* die Höhe so auffallend über die Breite (vergl. vor allem die Textfig. 28—36, p. 157—159). Von der Seite, also außen her gesehen, zeigt die laterale Wand zwei längliche Rinnen (Fig. 1, Taf. 1): eine obere, vordere, kleinere, gleich hinter dem caudalen Rande der Fenestra narina, nahe dem oberen Rande, und eine untere, hintere, größere, etwas unter der Mitte gelegen, nach hinten gegen den unteren Rand des Planum antorbitale auslaufend und in ihrem vorderen Teile das schon genannte Foramen der Seitenwand beherbergend. Diesen beiden Rinnen der Außenseite entsprechen auf der Innenseite Vorsprünge der Knorpelwand; und zwar der unteren die schon beschriebene Concha (Textfig. 32—36, p. 158 u. 159), der oberen eine Leiste, welche sich (Textfig. 32—34, p. 158) vorn in die Basis der Weichteilgrenze zwischen Recessus superior anterior und Cella media (Textfig. 32 und 33, p. 158), hinten (Textfig. 34, p. 158) derjenigen zwischen caudalem Teile des Recessus superior anterior (Recessus medialis, Nick) und oralem Teile des Recessus superior posterior (Regio und Pars olfactoria, Gegenbaur und Nick) vorschiebt. Der hintere Teil dieser Leiste liegt weiter dorsal als der vordere und gehört bereits dem Tectum an (Textfig. 34, p. 158), während der vordere (Textfig. 32 und 33, p. 158) der lateralen Wand angehört. Es

verläuft also die Leiste, in orocaudaler Richtung, schräg: von vorn unten nach hinten oben; im ganzen aber doch nur wenig aufsteigend. Das Septum erreicht sie nicht (Textfig. 34, p. 158, zeigt ihr caudales Ende in der Serie). Bemerkenswert ist, daß auf der Innenseite des mittleren Teiles der Leiste ein isoliertes Vorknorpelstäbchen liegt (Textfig. 33, p. 158). Vielleicht verschmilzt dieses später mit der Leiste; doch weiß ich darüber nichts. — Es fragt sich nun, welche morphologische Bedeutung dieser letzten Leiste zukommt. Vergleicht man die Leiste mit der weiter unten gelegenen Concha (Textfig. 32 und 33, p. 158), so läßt sich nicht übersehen und leugnen, daß sie im großen und ganzen ähnliche Form und Beziehungen hat wie die letztere: es entspricht ihr außen, auf der äußeren Oberfläche der Knorpelwand, eine Einziehung, Rinne, und innen springt sie in die Basis eines Weichteilwulstes hinein vor. Das legt die Vermutung nahe, daß es sich auch hier um eine muschelartige Bildung handeln möchte; in welchem Falle, bezüglich der Vergleichung, vielleicht an das Nasoturbinale der Mammalia und den Riechhügel der Vögel (Rhachis, Beecker, 1903, p. 600) zu denken wäre. Doch will ich dies noch keineswegs sicher behaupten und wollte nur vermutungsweise die Aufmerksamkeit auf diesen Punkt lenken.

Das genannte Foramen im vorderen Teile der unteren Rinne, welche der Muschel entspricht (Fig. 1, Taf. 1, Textfig. 34, p. 158), ist länglich, viereckig und liegt nahezu in der Mitte der lateralen Wand, sowohl in dorsoventraler wie orocaudaler Richtung, unmittelbar vor der Ebene des vorderen Endes des Recessus superior posterior (Regio olfactoria, Gegenbaur) (Textfig. 34, p. 158). Es durchsetzt den Knorpel in schräger Richtung, von außen unten nach innen oben. Nick hat dieses Loch auch bei *Midas* gefunden und gibt (p. 159) an, daß in ihm ein Gefäß und ein Nerv liegt. Der Nerv sei ein hier in die Nasenhöhle eintretender Ast des Nervus palatinus. Ich selbst kann den Nervenast in der Serie des Modellembryos nicht finden, dagegen das Gefäß, eine Arterie, welche, in dieser Serie verhältnismäßig klein, durch das Foramen in die Nasenhöhle eintritt. Bei dem nächst jüngeren Embryo (Msl 10,7 mm) aber sehe ich einen feinsten, vom Nervus palatinus stammenden Nervenzweig das Gefäß begleiten. Dieses letztere ist bei dem jüngeren Embryo recht stark entwickelt; ich will es daher für diese Stufe kurz beschreiben.

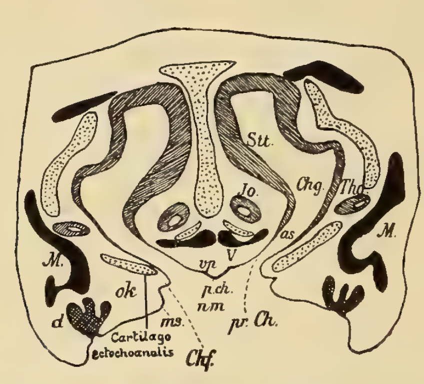
Es ist ein Zweig, oder eigentlich der Endast, das Endstück, der schon früher genannten, in Textfig. 26, p. 151, und Textfig. 38, p. 159 angegebenen Arteria palatinonasalis, d. h. desjenigen Carotisastes, welcher von der Carotis interna unmittelbar vor deren Durchtritte durch das Foramen caroticum, also noch außerhalb des Foramens, und zwar am vorderen Umfange des Stammgefäßes, abgeht. Das Verhalten dieser Arteria palatinonasalis beim Embryo von 10,7 mm Msl ist nun folgendes: Die Arterie verläuft in caudooraler Richtung. Nach ihrem Ursprunge liegt sie zunächst lateral vom vorderen Teile der Trabecula, zwischen dieser einerseits und dem medialen Rande des Pterygoids und der Pterygopalatinspange des Palatoquadratums andererseits. Weiterhin kommt sie dann, am Boden der Augenhöhle, lateral vom unteren, verdickten Teile des Interorbitalseptums zu liegen, nach oben vom medialen Rande des vorderen Abschnittes des Pterygoids. Von hier an verhalten sich in der Serie die Arterien der beiden Seiten verschieden: rechts teilt sie sich, im Bereiche des caudalen Endes des Palatinums, in zwei Äste, einen oberen und einen unteren; beide verlaufen vorwärts, jedoch in verschiedener Richtung; links ist nur ein Ast vorhanden, welcher, in seinem Verlaufe, dem unteren der rechten Seite entspricht und also einfach die einheitliche Fortsetzung des caudalen einheitlichen Abschnittes der Arteria ist. Aus diesen Tatsachen darf man wohl schließen, daß der obere Ast ein vergängliches Gebilde und links bereits zugrunde gegangen, rechts dagegen noch erhalten ist. Der untere Ast also, welcher links allein vorhanden ist, entfernt sich, in seinem Verlaufe nach vorn zu, allmählich etwas mehr vom Septum, indem er, in schräger Richtung, lateral- und abwärts verläuft, so daß er über und lateral von dem oberen medialen Rande des Palatinums zu liegen kommt. So verläuft er gegen die Ethmoidalregion hin und liegt hierbei (vergl. hierzu Textfig. 26, p. 151, und Textfig. 38, p. 159, welche allerdings älteren Serien entnommen sind) zunächst lateral vom Choanengange, in der Mitte zwischen diesem und dem Knorpel der Sclera, lateral und nach unten von der Cartilago hyperchoanalis,

oberhalb des Maxillare. Zu dem letzteren gibt sie abwärts einen Ast ab, ebenso kleine Zweige zum Choanengange; noch ein anderer, an dieser Stelle von ihr abgehender Zweig tritt, um den oberen Rand der Wurzel der Cartilago ectochoanalis herum, in die Nasenhöhle ein und verläuft hier, zunächst zwischen Choanengang und lateraler Wand der Nasenkapsel gelegen, vorwärts, bis ins Gebiet des caudalen Teiles der lateralen Seite des Recessus inferior. Der Stamm der Arterie selbst gelangt dann auf die Außenseite der Cartilago ectochoanalis, verläuft hier vorwärts und zugleich schräg nach oben, bis zum Foramen im vorderen Teile der Muschelrinne (Fig. 1, Taf. 1), um durch dieses in die Nasenhöhle einzutreten. Hier begibt sich die Arterie nach oben und gelangt zum vorderen Ende des Recessus superior posterior. — Bemerkenswert ist noch, daß bei diesem jüngeren Embryo (mit 10,7 mm Msl) caudal von dem der Muschelrinne angehörenden Gefäßloche, und zugleich etwas unterhalb dessen Ebene, in der Nähe der Wurzel der Cartilago ectochoanalis, etwa lateral vom Anfange des Choanenganges, noch ein zweites Loch in der Knorpelwand vorhanden ist, welches beim Modellembryo fehlt: auch durch dieses zweite Loch tritt in die Nasenhöhle ein Zweig der Arteria palatonasalis ein, welcher, von winziger Größe, mit dem beschriebenen neben dem Choanengange nach vorn verlaufenden Aste anastomosiert. Bei dem Modellembryo fehlt mit dem Foramen auch dieser Ramus anastomoticus. — Der untere Ast der Arteria palatonasalis der rechten Seite verhält sich genau so, wie für den einzigen Ast der linken Seite soeben angegeben. Der obere Ast verläuft, nach seinem Ursprunge, mehr horizontal nach vorn, bleibt dabei in gleicher Höhe neben dem unteren, verdickten Rande des Interorbitalseptums, und zwar dicht neben demselben, liegen; geht zwischen dem Septum und der Cartilago hyperchoanalis, aber etwas nach oben von der letzteren, nach vorn, um sich unterhalb der unteren Augenmuskulatur zu verlieren. Bei dem Modellembryo kann ich diesen Ast nicht finden (allerdings sind in der Serie die Gefäße vielfach collabiert, doch glaube ich, daß er wirklich fehlt); aber auch bei einem jüngeren Embryo, mit 8,5 mm Msl, ist von demselben beiderseits nichts zu sehen. Ich kann daher keine weiteren Angaben über diesen Arterienzweig machen.

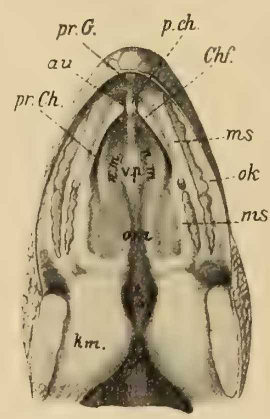
Der untere Rand der lateralen Wand, welchem entlang dieselbe in das Solum übergeht, verläuft nicht gerade (Fig. 1, Taf. 1), sondern, von vorn an gerechnet, umgekehrt s-förmig gebogen. Dabei ist der vorderste, unter der Pars anterior des Recessus inferior befindliche Teil höher gelegen als die mittleren Teile (Fig. 1 und 5, Taf. 1 und 6), und die letzteren sind gegen den unteren Rand der Cartilago ectochoanalis, durch eine aufwärts gerichtete, abgerundete Einkerbung, abgesetzt (Fig. 1, Taf. 1). Die mittleren Teile der unteren Hälfte der Wand laden am meisten seitlich aus (Fig. 1 und 5, Taf. 1 und 6), — ihnen entsprechen, in der Lage, der caudale Teil des Recessus inferior und der Anfang des Choanenganges (Textfig. 33—35, p. 158) —, die vorderen, unterhalb der Fenestra narina gelegenen, sowie die Cartilago ectochoanalis liegen dagegen, von außen gesehen, etwas weiter medialwärts zurück (Fig. 1, 3 und 5, Taf. 1, 3 und 6).

Damit habe ich die Cartilago ectochoanalis zur lateralen Wand der Nasenkapsel gerechnet. In der Tat erscheint sie bei *Imbricata*, zum mindesten in der Hauptsache, als ein Fortsatz dieser Wand (Fig. 1 und 3, Taf. 1 und 3); das Solum nasi ist, wenigstens auf der Stufe des Modelles, am Aufbau derselben nicht beteiligt (Fig. 3, Taf. 3, Textfig. 36, p. 159), sondern von ihr durch eine Incisur getrennt (Fig. 3, Taf. 3). Der Knorpelfortsatz begleitet den vorderen Teil des Choanenganges auf der lateralen Seite (Textfig. 36, p. 159). Er hat eine caudalwärts gerichtete Spitze, einen oberen schrägen, einen unteren ziemlich gerade verlaufenden Rand, eine äußere (laterale) konvexe und eine innere (mediale) konkave Fläche (Fig. 1 und 3, Taf. 1 und 3, Textfig. 36, p. 159). Mit dem Solum nasi bildet er (Fig. 3, Taf. 3) die schon erwähnte Incisur; dieselbe ist schräg nach vorn und lateralwärts gerichtet und dient dem Choanengange zum Austritte aus der Nasenkapsel; Incisura choanalis. Der Fortsatz liegt (Textfig. 36, p. 159) medial vom Maxillare und über dessen Processus palatinus, welchem er stellenweise ziemlich nahekommt. Es kann wohl kein Zweifel sein, daß dieser Knorpelfortsatz der Cartilago ectochoanalis anderer Formen, z. B. der Rhynchocephalen und Saurier, entspricht. Die letztere wendet sich bekanntlich schräg medial und abwärts in die von mir (1908, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. XI) Choanenfalte

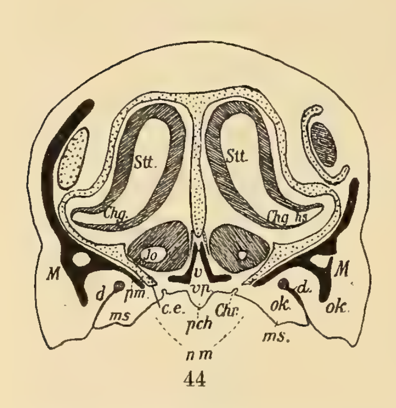
genannte (Gaumenfalte der Autoren), die primitive Choane *(Hatteria*, Textfig. 42 u. 43, p. 182; *Uromastix acanthinurus)*, bezw. die Choanenrinne + Choane (die meisten Saurier, Textfig. 44—46, p. 182, und 47 u. 48, p. 183) seitlich und unten begrenzende und begleitende, medialwärts faltenartig vorspringende Weichteilmasse hinein, und erstreckt sich hier mehr oder weniger weit caudalwärts, indem sie bei den Sauriern zugleich medial von dem

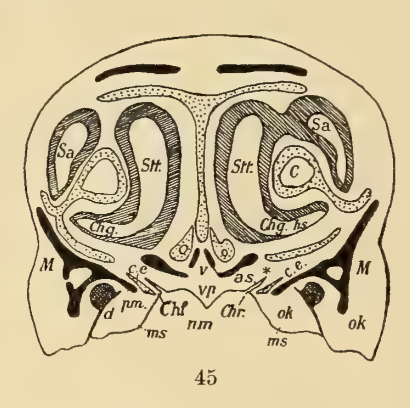


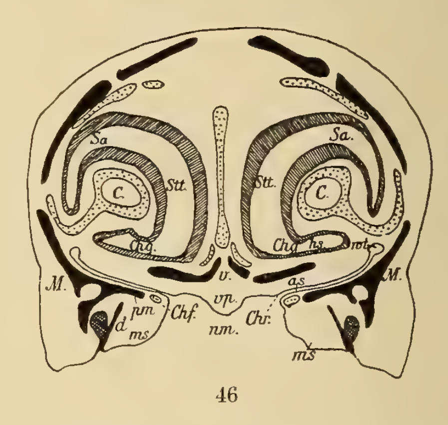
Textfig. 42. Querschnitt durch den Kopf eines Embryos der *Hatteria punctata* von 4 cm größter Länge, im Bereiche der primitiven Choanen (*pr. Ch.*). *Chf* = Choanenfalte. *Chg* = Choanengang (*as* = absteigender Schenkel desselben). *d* = Zahnanlage. *Jo* = Jacobson'sches Organ. *M* = Maxillare. *ms* = mediale Seitenfalte des Oberkiefers. *nm* = Nasalmulde. *ok* = Oberkiefer. *p. ch* = Papilla choanalis (palatina). *pr. Ch.* = primitive Choane. *Stt* = Stammteil des Nasenschlauches. *Thg* = Thränennasengang. *V* = Vomer. *vp* = Vomerpolster.



Textfig. 43. Mund- und Rachendach einer erwachsenen *Hatteria punctata*, in natürlicher Größe. *au* = Ausmündung des Jacobson'schen Organs. *Chf* = Choanenfalte. *ir* = Interorbitalrinne. *km* = Kaumuskeln. *ms* = mediale Seitenfalte des Oberkiefers. *nm* = Nasalmulde. *ok* = Oberkiefer. *om* = Orbitalmulde. *p. ch.* = papilla choanalis. *pr. Ch.* = primitive Choane. *pr. G.* = primitiver Gaumen. *vp* = Vomerpolster.



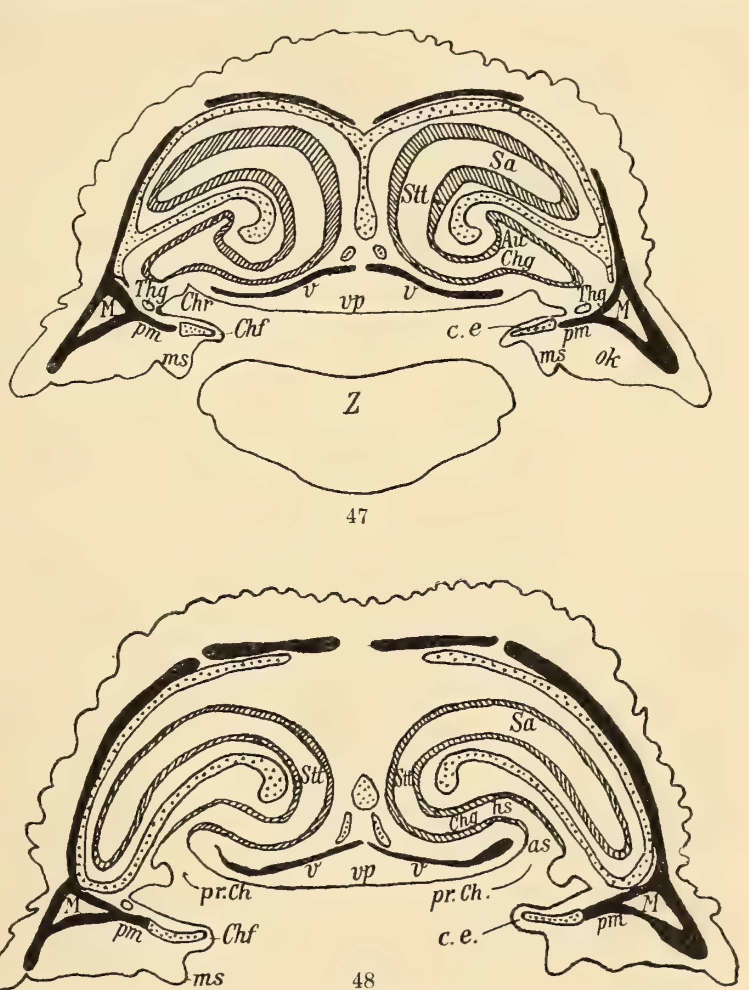




Textfig. 44—46. 3 Schnitte aus der Serie eines Embryos der *Lacerta agilis* von $3\frac{3}{4}$ cm größter Länge. 44 liegt unmittelbar vor dem vorderen Ende der Muschel (*C*), 45 und 46 im Bereiche derselben. 45 liegt 2 Schnitte (von je 75 μ Dicke) caudal von 44; 46 ebensoweit caudal von 45. *as* = absteigender Choanengangschenkel. *C* = Concha. *c. e.* = Cartilago ectochoanalis. *Chf* = Choanenfalte. *Chg* = Choanengang des Nasenschlauches. *Chr* = Choanenrinne. *d* = Zahnanlage. *hs* = horizontaler Choanengangschenkel. *Jo* = Jacobson'sches Organ. *M* = Maxillare. *ms* = mediale Seitenfalte des Oberkiefers. *nm* = Nasalmulde. *ok* = Oberkiefer. *p. ch.* = papilla choanalis. *p. m.* = processus medialis (palatinus) des Maxillare. *Sa* = Sakter des Nasenschlauches. *Stt* = Stammteil des Nasenschlauches. *v* = Vomer. *vp* = Vomerpolster. *wt* = Winkeltasche des Nasenschlauches (bezw. der Choanenrinne).

der *Hatteria* noch fehlenden (Textfig. 42, p. 182) Processus medialis (Gaumenfortsatz) des Maxillare, demselben unmittelbar angeschlossen, zu liegen kommt (Textfig. 44—46, p. 182, und 47 und 48, p. 183). Bei *Chelone* nun ist der Fortsatz recht kurz, die Choanenverhältnisse sind ganz anders geworden, die Beziehungen des Fortsatzes zum Processus medialis s. palatinus des Maxillare sind (Textfig. 36, p. 159) nur noch angedeutet: alles das kann aber die Homologie des Knorpelfortsatzes und der Cartilago ectochoanalis der Rhynchocephalen und Saurier nicht verwischen, höchstens nur weniger augenfällig machen. — Nick hat für *Dermochelys*, *Chelone midas* und

Chelydra serpentina eine Pars ectochoanalis der Nasenkapsel beschrieben und bildlich dargestellt (vergl. seine Fig. 65 auf Taf. 11, *Dermochelys*; Fig. 71, Taf. 12, *Chelone midas*; Fig. 73 auf Taf. 12, *Chelydra*). Danach bestehen im einzelnen gewisse Unterschiede im Verhalten dieses Knorpelteiles. Das Wichtigste aber ist, daß überall dieser Knorpelteil deutlich unterscheidbar ist. Auch Kunkel hat bei *Emys* eine Cartilago ectochoanalis gefunden und abgebildet (vergl. seine Fig. 27 auf Taf. 4, 1912, Journal of Morphology). — Noch sei kurz bemerkt, daß Nick (1912, p. 147, Fußnote 1) die Cartilago ectochoanalis als zum Solum nasi gehörig betrachtet, wie dies auch von Gaupp (1900, p. 486, und 1905/06, p. 766) mit der Cartilago ectochoanalis der Saurier *(Lacerta)* geschieht. Man könnte darin einen entschiedenen Gegensatz zu meiner obigen Darstellung für *Imbricata* erblicken. Bei näherer Betrachtung wird man aber erkennen, daß es sich hier nicht um einen nennenswerten Gegensatz handelt. Ich will mich auf *Chelone* beschränken: bei *Imbricata* ist, auf der Stufe meines Modelles, der die Cartilago ectochoanalis medialwärts begrenzende Choanenausschnitt noch relativ groß und ist vor allem nicht nur vorwärts, sondern besonders auch lateralwärts gerichtet (Fig. 3, Taf. 3), so daß sein vorderster Teil tatsächlich an die Grenze zwischen Paries lateralis und Solum nasi zu liegen kommt, d. h. an den Übergang der lateralen Wand in den Boden der Nasenkapsel. Daher wurzelt auf dieser Stufe die Cartilago ectochoanalis in der Tat im wesentlichen in der lateralen Wand. Auf der von Nick dargestellten Stufe von *Midas* (vergl. seine Fig. 71, Taf. 12) ist der Choanenausschnitt viel kleiner, reicht lange nicht so weit nach vorn, und ist vor allem nicht schräg lateralwärts gerichtet; daher die Pars ectochoanalis zugleich im lateralen Teil des caudalen Abschnittes des Solum nasi wurzelt und als eine Fortsetzung desselben erscheint. Der ganze Unterschied beruht also auf dem unterschiedlichen Verhalten, vor allem der Größe und Form, des Choanenausschnittes. Es ist möglich, daß auf späterer Stufe der Entwicklung die Verhältnisse der *Imbricata* denjenigen der *Midas* mehr ähneln: doch kann ich darüber nichts sagen. Auf das Verhalten des Choanenausschnittes komme ich noch zurück. Seine Entwicklung gibt uns außerordentlich wichtige Aufschlüsse. Davon soll weiter unten noch die Rede sein. — Kunkel sagt (1912 b, p. 733 und 734) über die Cartilago ectochoanalis der *Emys*: „Posteriorly the paries nasi continues with the solum nasi to form the cartilago ectochoanalis, which bounds the fenestra basalis ventro-laterally.“ — „Laterally the solum nasi at its transition to the paries nasi is prolonged, as already mentioned, to form a short spout-like process extending for a short distance posteriorly and supporting the ductus naso-pharyngeus ventrally and laterally, which may accordingly be called the cartilago ectochoanalis.“



Textfig. 47 und 48. 2 Querschnitte durch den Kopf eines älteren Geckonidenembryos (spec. ?); 47 durch die mittlere, 48 durch die hintere Nasengegend. *Au* = Aulax des Nasenschlauches. *Thg* = Thränennasengang. Die übrigen Bezeichnungen wie in den Textfig. 44—46 (p. 182).

Das Solum nasi (Fig. 3, Taf. 3) ist sowohl sagittal wie in der Breite, besonders in der letzteren, wenig ausgedehnt. Die breiteste Stelle liegt unmittelbar vor der Incisura choanalis und entspricht in der Lage der beschriebenen seitlichen Ausladung der mittleren Teile der unteren Hälfte des Paries lateralis. Der schmälste Teil ist derjenige (Fig. 3, Taf. 3, Textfig. 35, p. 158), welcher medial vom Choanenausschnitte liegt, über dem vorderen Teile des Vomers (daher in Fig. 3, Taf. 3, von diesem großenteils verdeckt), und, gleich den unmittelbar davor gelegenen Teilen, mit dem unteren Rande des Septums, vermittelst der schon genannten hinteren Verbindung, verschmolzen ist. Der vordere, unter der Pars anterior des Recessus inferior gelegene Teil (Fig. 3, Taf. 3, Textfig. 27, p. 157) steht bezüglich der Breite in der Mitte. Dieser vordere Teil liegt zugleich in einer höheren Ebene, weiter dorsal, als der untere Rand des Septums, insbesondere des hier beginnenden caudalen Teiles des unteren Randes des Rostrums (Textfig. 27, p. 157 Fig. 3. Taf. 3). Je weiter wir caudalwärts gehen, um so mehr kommen die lateralen Teile des Solums tiefer zu liegen als der untere Rand des Septums (Fig. 3, Taf. 3. Textfig. 28—35, p. 157 u. 158), so daß die medialen, gegen das Septum gerichteten und demselben teilweise unmittelbar verbundenen Teile in mediodorsaler Richtung verlaufen, also von lateral ventral (unten) nach medial dorsal (oben) aufsteigen müssen; wie es Nick auch für *Midas* gefunden hat (p. 151). — Lateralwärts geht das Solum, ausgenommen seine caudalen, durch die Incisura choanalis daran verhinderten Teile (Textfig. 35, p. 158, Fig. 3, Taf. 3), kontinuierlich in den Paries lateralis über, in einem lateralwärts konkaven, abgerundeten Rande (Fig. 3, Taf. 3).

Über die beiden Verbindungen des Solums mit dem Septum habe ich oben (p. 176) schon das Wichtigste gesagt. Zur Ergänzung diene noch folgendes. Durch den caudalen Teil der Fissura paraseptalis hindurch sieht man, von unten her (Fig. 3, Taf. 3), Teile des Solums hoch hinauf gegen das Septum, und zwar weit über den unteren Rand desselben hinaus, aufsteigen (Textfig. 29—32, p. 157 u. 158); dies fällt um so mehr auf, als die vordersten Teile, welche die Lamina transversalis anterior bilden (Textfig. 27, p. 157), sowie die unmittelbar darauf folgenden Teile (Textfig. 28, p. 157), mit ihrem medialen Abschnitte oder Rande wesentlich tiefer liegen. Wie die Textfiguren 27—31 (p. 157 u. 158) lehren, nimmt diese Erhebung der medialen Teile zu einer höheren Ebene, in orocaudaler Richtung, ziemlich plötzlich zu, indem die medialen, aufsteigenden Teile auf einmal wesentlich an Länge zunehmen und dadurch, neben dem Septum, wesentlich höher hinaufsteigen. Ich komme auf diesen medialen Teil des Solums, welcher als Pars paraseptalis (Nick, 1912, p. 147, Fußnote) aufzufassen und zu bezeichnen ist, noch zurück. — Im caudalen Teile der Fissura paraseptalis, welche in ganzer Länge ziemlich weit ist, mündet das Foramen praepalatinum (Fig. 3, Taf. 3); dasselbe führt nach oben hinten in eine, auch bei *Midas* vorhandene (Nick, 1912, p. 151 und 152), Nische zwischen Pars paraseptalis und Septum (Textfig. 32, p. 158), welche im Inneren Gefäße (eine Arterie und zahlreiche Venen) und Nervenzweige (Äste des Ramus medialis des N. ethmoidalis, vom ersten Aste des Trigeminus) beherbergt und dadurch entsteht, daß (vergl. Textfig. 31 mit 32, p. 158) die nach oben, neben dem Septum aufsteigenden Teile der Pars paraseptalis des Solums sich noch etwas über den caudalen Rand der Fissura paraseptalis hinaus caudalwärts fortsetzen und nun hinter dem caudalen Rande der Fissur der untere Rand des Septums sich mit der medialen Seite dieser aufsteigenden Teile verbindet. Aus dieser Nische treten nach vorn unten, durch das Foramen praepalatinum hindurch, Gefäße und Nerven in den caudalen Teil der Fissur und dann durch diesen aus, und zwar sind es, neben kleinen Venen, eine Arterie und Teile des soeben erwähnten Zweiges des Ramus medialis des Nervus ethmoidalis. Ein stärkerer Ast dieser austretenden Nervenzweige teilt sich, bald nach seinem Austritte, in zwei Zweige: einen caudalen und einen oralen (vorderen). Der Erste verläuft zunächst caudalwärts und dann, unmittelbar am caudalen Rande des Prämaxillare vorbei, abwärts, zur Decke der Mundhöhle. Es ist zweifelsohne derjenige Ast, für welchen Nick (p. 146) angibt, daß er bei *Midas* das Prämaxillare durchbohrt. Auf der Stufe meines Modelles ist dies bei *Imbricata* noch nicht der Fall. Da aber das Prämaxillare auf dieser Stufe noch nicht seine endgültige Größe erreicht hat, und der Nerv bereits unmittelbar dem caudalen Rande des Knochens anliegt, so ist es höchst wahrscheinlich, daß er im fertigen Zustande auch bei *Imbricata* den Knochen

durchbohrt. Der vordere Zweig verläuft schräg nach vorn, dann plötzlich abwärts und durchbohrt schon auf dieser Stufe das Prämaxillare. Dieser Zweig wird, soviel ich sehe, von Nick nicht erwähnt. Ein weiterer Zweig des Nervus medialis (ethmoidalis), welcher ebenfalls durch das Foramen praepalatinum ausgetreten ist, begleitet die gleichfalls ausgetretene Arterie, indem beide in dem die Fissura paraseptalis verschließenden Gewebe vorwärts verlaufen. Ich kann die Arterie bis zur Wurzel des Rostrums verfolgen; hier wendet sie sich, wenigstens mit ihrer Hauptmasse, zusammen mit dem Endstücke ihres Begleitnerves, abwärts und durchbohrt, mit dem Nerven zusammen, das Prämaxillare. Schließlich ist noch zu erwähnen, daß noch ein weiterer Nervenzweig, und zwar zwischen der soeben genannten und der vorhergehenden Perforationsstelle, das Prämaxillare durchbohrt; auch dies ist wohl zweifelsohne ein Trigeminuszweig, und zwar der hier in Rede stehenden Abteilung; doch gelang es mir nicht, bestimmt auszumachen, von welchem besonderen Seitenzweige der austretenden Teile des Ramus medialis er entspringt. Nehme ich einmal als sicher an, daß der zuerst genannte, caudalwärts verlaufende Nervenast später ebenfalls den Knochen durchbohrt, so wie es Nick für *Midas* gefunden hat, so ist zu sagen, daß das Prämaxillare von vier Ästen des durch das Foramen praepalatinum und den caudalen Teil der Fissura paraseptalis austretenden Teiles des Ramus medialis des Nervus ethmoidalis durchbohrt wird, und zwar so, daß die Perforationskanäle in orocaudaler Richtung hintereinander liegen.

Für das richtige Verständnis der beiden Verbindungen des Solums mit dem Septum sind vielleicht einige Zahlen nicht ungeeignet. Die Länge des Solums unmittelbar neben dem Septum (Fig. 3, Taf. 3) beträgt, am Modelle, rund $3\frac{1}{2}$ cm. Davon entfallen: 3 mm auf die Lamina transversalis anterior, $1\frac{1}{2}$ cm auf die Fissura paraseptalis (+ Foramen praepalatinum), der Rest, 1,7 cm, auf die caudale Verbindung. Die letztere ist also sehr ausgedehnt; sie erstreckt sich vom caudalen Rande der Fissura paraseptalis bis zum äußersten caudalen Ende des medialen Teiles des Solums (Textfig. 35, p. 158). Doch muß hervorgehoben werden, daß in den hintersten Teilen (Textfig. 35, p. 158) eine durch eigentümliche Lagerung der Knorpelzellen bedingte Grenzlinie im Knorpel vorhanden ist, welche das Septum und die medialen Teile des Solums gegeneinander abgrenzt. Diese Grenze im Knorpel scheint auf eine früher vorhanden gewesene vollständige Trennung, und also auf eine sekundäre Verschmelzung hinzuweisen. In der Tat ist dieselbe bei einem jüngeren Embryo (mit 8,5 mm Msl) deutlicher, erstreckt sich, allerdings in verschiedener Deutlichkeit an den einzelnen Stellen, durch die ganze Länge der späteren caudalen Verbindung, also nach vorn zu bis zur Fissura paraseptalis, und wird, an den Stellen ihrer deutlichsten Ausprägung, das ist in den caudalen Teilen, dadurch hervorgerufen, daß sich zwischen den Knorpel des Septums und denjenigen des Solums ein gemeinsamer Fortsatz der beiderseitigen Perichondrien einschiebt, an den anderen Stellen durch ein Zurückbleiben des Knorpelgewebes in der histiologischen Differenzierung. Vielleicht sind diese Verhältnisse so zu deuten, daß bei den Vorfahren der Schildkröten, insonderheit der Cheloniiden, die Fissura paraseptalis bis zum caudalen Ende des medialen Teiles des Solums gereicht habe, die medialen Teile des Solums also vom caudalen Rande der Lamina transversalis anterior an bis zum caudalen Ende von dem Septum durch einen Spalt getrennt gewesen seien, wie es bei den Sauriern mit der Cartilago paraseptalis der Fall ist. Doch ist es vielleicht noch nicht ganz sicher, daß eine solche Auffassung richtig wäre, wenn sie auch vieles für sich hat. Zunächst könnte das beschriebene Verhalten, das Auftreten einer mehr oder weniger deutlichen Grenzlinie im Knorpel, einfach Ausdruck und Folge des ontogenetischen Ganges der Verknorpelung des chondroblastischen Gewebes sein, ohne daß darin phylogenetische Nachklänge zu erblicken wären. Sodann ist daran zu erinnern, daß bei den Anuren das Solum nasi in ganzer Ausdehnung mit dem Septum verbunden ist. Theoretisch wäre es also nicht unmöglich, daß in der Verschmelzung des Solums mit dem Septum nasi bei Schildkröten etwas Primitives vorläge. Doch will ich dies nicht behaupten. Um diese Frage besser beurteilen zu können, wird es nötig sein, zahlreiche Schildkrötenformen genau entwicklungsgeschichtlich zu untersuchen. Die daraus hervorgehende Vergleichung dürfte Licht verbreiten. In dieser Hinsicht haben bereits die Untersuchungen Nick's (1912) und Kunkel's (1912 b) wichtige Ergebnisse gezeitigt. Nick fand

bei *Dermochelys* die medialen Teile des Solums caudal vom Foramen praepalatinum, also Teile der Pars paraseptalis, vom Septum durch einen Spalt getrennt (p. 155); und auch bei *Chelydra* sind, nach dem gleichen Autor (p. 155), die caudalen Teile der Pars paraseptalis bis fast zum Foramen praepalatinum gegen das Septum selbständig. Kunkel hat folgende wichtige Beobachtung gemacht: Bei dem ältesten von ihm modellierten *Emys*-Embryo (mit einer Carapaxlänge von 11 mm) ist das Solum nasi caudal vom Foramen praepalatinum, mit Ausnahme eines sehr kleinen, nämlich des allerhintersten Teiles, mit dem Septum verwachsen (vergl. Kunkel's Fig. 25 auf seiner Taf. 2, sowie seine Darstellung auf p. 734 und 735 in 1912 b); es liegen also die Dinge auf dieser Stufe bei *Emys* ganz ähnlich wie oben von mir für den Embryo meiner Modellserie von *Chelone imbricata* angegeben. Bei einem jüngeren *Emys*-Embryo jedoch (Carapaxlänge 7 mm) ist dieser ganze caudale Teil vom Septum getrennt, und der vordere Abschluß dieser Spalte, deren vorderer Abschnitt dem späteren Foramen praepalatinum entspricht, wird durch die Lamina transversalis anterior gebildet (s. Kunkel's Fig. 30 auf Taf. 6, und p. 735 des Textes). Das entspricht dem, was ich oben für den jüngeren *Imbricata*-Embryo (8,5 mm Msl) angegeben habe, daß, im Anschluß an die hinter der Lamina transversalis anterior beginnende Fissura paraseptalis, eine Grenze im Knorpel, zwischen Septum und Solum, vorhanden ist, welche sich bis zum äußersten caudalen Ende der medialen Teile des Solums erstreckt. Alle diese Beobachtungen deuten darauf hin, daß bei den unmittelbaren Vorfahren der Schildkröten die medialen Teile des Solum nasi, bis zum caudalen Rande der Lamina transversalis anterior, von dem Septum durch eine Spalte getrennt waren; die Spalte also, wo sie vorhanden ist, oder ihre Reste einen primitiven Zustand oder Reste eines solchen darstellen. Die Verbindung des Solum nasi mit dem Septum caudal von der Fissura paraseptalis bezw. dem Foramen praepalatinum wäre demnach ein sekundärer Zustand, und als solcher um so höher entwickelt, je mehr dieselbe bei einer Schildkröte an Ausdehnung gewonnen hat. *Dermochelys* würde danach eine relativ primitive Stufe in der in Rede stehenden Hinsicht einnehmen, *Testudo* dagegen die am meisten sekundär abgeänderte, da bei ihr, nach Seydel's Schilderung (1896, p. 457 ff.), der ganze hintere Teil der Nasenkapsel mit dem Septum kontinuierlich verwachsen ist. Seydel hält (p. 459), im Hinblicke auf *Salamandra*, den *Testudo*-Zustand für primitiv; eine Erwägung und Ansicht, welche ich vorhin durch Hinweisung auf die Anurenverhältnisse hervorgehoben habe. Zweifellos sind die Verhältnisse der *Salamandra* und *Rana* für Quadrupeden tiefstehend, d. h. es bestand bei den Quadrupeden ursprünglich eine Verwachsung des Solum mit dem Septum nasi als Dauerzustand. Allein es fragt sich, ob dies auch noch für die Amnioten gilt, d. h.: es ist die Frage, ob nicht bereits die Vorfahren der Amnioten, vielleicht im Zusammenhange mit der Erwerbung der Tropidobasie, zugleich eine Trennung der caudalen Teile des Solums vom Septum nasi miterworben haben, so daß also für alle nachfolgenden Amnioten dies letztere nun der ursprüngliche und Ausgangszustand gewesen und eine Verwachsung zwischen Solum und Septum in den caudalen Teilen in dieser Tiergruppe nun ein sekundärer Zustand ist. Hier kann, wie gesagt, nur die Entwicklungsgeschichte entscheiden, und die entscheidet, soviel ich sehe, bisher gegen Seydel. — Nick gibt (p. 155 bis 156) für *Midas* an, daß die caudalen Teile des hinter dem Foramen praepalatinum gelegenen medialen Abschnittes des Solum vom Septum durch eine Grenznaht getrennt, und nur die vorderen, gleich hinter dem Foramen gelegenen Teile mit dem Septum verschmolzen seien. Bei *Imbricata* kann man, auf der Stufe meines Modelles, bezüglich der betreffenden caudalen Teile nicht von einer typischen Grenznaht zwischen Septum- und Solumknorpel sprechen: es ist nur eine Grenzlinie im Knorpel vorhanden (Textfig. 35, p. 158). Doch ist dieser Unterschied um dessentwillen von geringer Bedeutung, als beide Zustände als Reste einer ehemals hier vorhanden gewesenen Spalte zu deuten sind.

Die Incisura choanalis ist von besonderer morphologischer Bedeutung; vor allem ihre Größe und Form. Erhalten wir doch, m. E., durch sie deutliche Hinweise für unsere Beurteilung der phylogenetischen Bedeutung der Befunde an dem Gaumen, den Choanen und Choanengängen der einzelnen Schildkrötenformen, wie der Schildkröten überhaupt. Deshalb ist auf dieselbe etwas näher einzugehen.

Auf der Stufe meines Modelles ist die Choanenincisur (Fig. 3, Taf. 3) ziemlich groß und schneidet vorwärts noch ziemlich tief in das Solum nasi ein. Lateral ist sie von der Cartilago ectochoanalis, medial von den caudalmedialen Teilen des Solums begrenzt. Über ihr liegt der untere (ventrale), quergestellte Teil des Planum antorbitale. — Eigenartig ist die Form der Incisur: nämlich ganz unregelmäßig und vorn seitlich, vor der Wurzel der Cartilago ectochoanalis, mit einer lateralwärts gerichteten, dreieckigen Ausbuchtung versehen. Das Wichtigste aber ist, daß, auf der in Rede stehenden Stufe, an diese Ausbuchtung sich eine Grenze im Knorpel anschließt, welche sich, von hier aus, weit nach vorn erstreckt (vergl. Textfig. 36, p. 159, Incisura choanalis mit * in Textfig. 34—29, p. 158 u. 157), und dadurch entstanden ist, daß an ihrer Stelle das knorpelbildende Gewebe es noch nicht bis zum reifen Knorpel gebracht hat. Diese Grenze im Knorpel verläuft im allgemeinen entlang dem Übergange des Paries lateralis in das Solum (Textfig. 34—29, p. 158 u. 157) und erstreckt sich etwa bis zur Ebene der Mitte der Länge der Fissura paraseptalis nach vorn; bleibt also nicht weit vom caudalen Rande der Lamina transversalis anterior zurück (ich habe, in Fig. 3, Taf. 3, ihr vorderes Ende, am Rande des Solums, mit einem * angegeben). Auf andere Teile bezogen, so reicht dieselbe bis zur Ebene des vorderen Endes des Recessus superior anterior, oder des caudalen Randes der Fenestra narina (Textfig. 29, p. 157), erstreckt sich also über das ganze Gebiet der Concha, ja sogar noch etwas über dasselbe nach vorn zu hinaus (Textfig. 32—29, p. 158 u. 157). — Bei einem jüngeren Embryo (mit 10,7 mm Msl) nun findet sich, an der Stelle dieser Grenze im Knorpel, ein typischer, vielfach nicht einmal so enger Spalt vor, welcher natürlich mit Bindegewebe ausgefüllt ist, d. h.: auf dieser jüngeren Stufe setzt sich die Incisura choanalis weit nach vorn fort, bis in die Nähe des caudalen Randes der Lamina transversalis anterior. Das ist ein Verhalten, wie es Nick für die soeben aus dem Ei geschlüpfte *Dermochelys* (vergl. Fig. 65 seiner Taf. 11) dargestellt hat, und welches auch den Verhältnissen der Rhynchocephalen und Saurier sehr nahekommt.

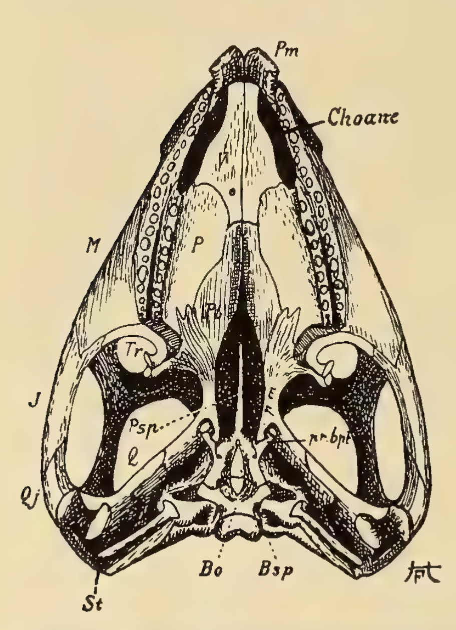
Beim reifen *Chelone*-Embryo ist, nach Nick's Befunden an *Midas* (p. 152), der Choanenausschnitt nur noch eine schwache Einbuchtung am hinteren Rande des Solums; ebenso ist derselbe bei *Chelydra* sehr flach (Nick, p. 155). Bei der erwachsenen *Dermochelys* fand Nick (p. 154) den Choanenausschnitt als einen kurzen, hinten erweiterten Einschnitt vor; die Incisur nimmt also auch bei diesem Tiere bis zum fertigen Zustande wesentlich an Größe ab. — Bei *Emys* ist auf der ältesten von Kunkel modellierten Stufe der Choanenausschnitt sehr klein. Auf einer jüngeren Stufe aber (Embryo mit 7 mm Carapaxlänge) waren, vor dem Choanenausschnitte, lateral von der Cartilago paraseptalis, im Solum nasi einige, in orocaudaler Richtung hintereinandergelegene Foramina vorhanden (Kunkel, 1912 b, p. 735), welche zweifellos als Reste eines phylogenetisch vorhanden gewesenen vorderen Teiles der Choanenincisur zu deuten sind.

Ohne Zweifel ist die weite Ausdehnung der Incisura choanalis nach vorn zu ein für Amnioten primitiver Zustand und hängt mit der Beschaffenheit der Choanenspalte und des Gaumens zusammen. Ich habe früher (1908, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 11) nachgewiesen, daß unter allen lebenden Amnioten *Hatteria* die primitivsten Choanen- und Gaumenverhältnisse besitzt (Textfig. 43, p. 182): die Choanenspalten beginnen unmittelbar hinter dem primitiven Gaumen, jede mit der Ausmündung des jeweiligen Jacobson'schen Organes, erstrecken sich von hier aus, als lange Schlitze, caudalwärts und haben nach oben überall, d. h. in der ganzen Länge ihrer Ausdehnung, freien Zugang zu der darüber gelegenen Nasenhöhle, und zwar zur Muschelzone, d. h. dem mittleren, zwischen Vorhof vorn und Antorbitalraum hinten eingeschlossenen Hauptraume derselben, welcher die Concha beherbergt. Jede Choane ist auch der Form nach eine wirkliche Choanenspalte. Am Primordialskelette beginnt der Choanenausschnitt am caudalen Rande der Lamina transversalis anterior des Solum nasi, am macerierten Knochenschädel (Textfig. 49, p. 188) die Choane unmittelbar am caudalen Rande des sogar noch eines Gaumenfortsatzes entbehrenden Prämaxillare (Pm). Begrenzt wird diese Choane des knöchernen Schädels vorn von dem Prämaxillare (Pm), lateral dem Maxillare (M), medial dem Vomer (V), caudal dem Palatinum (P).

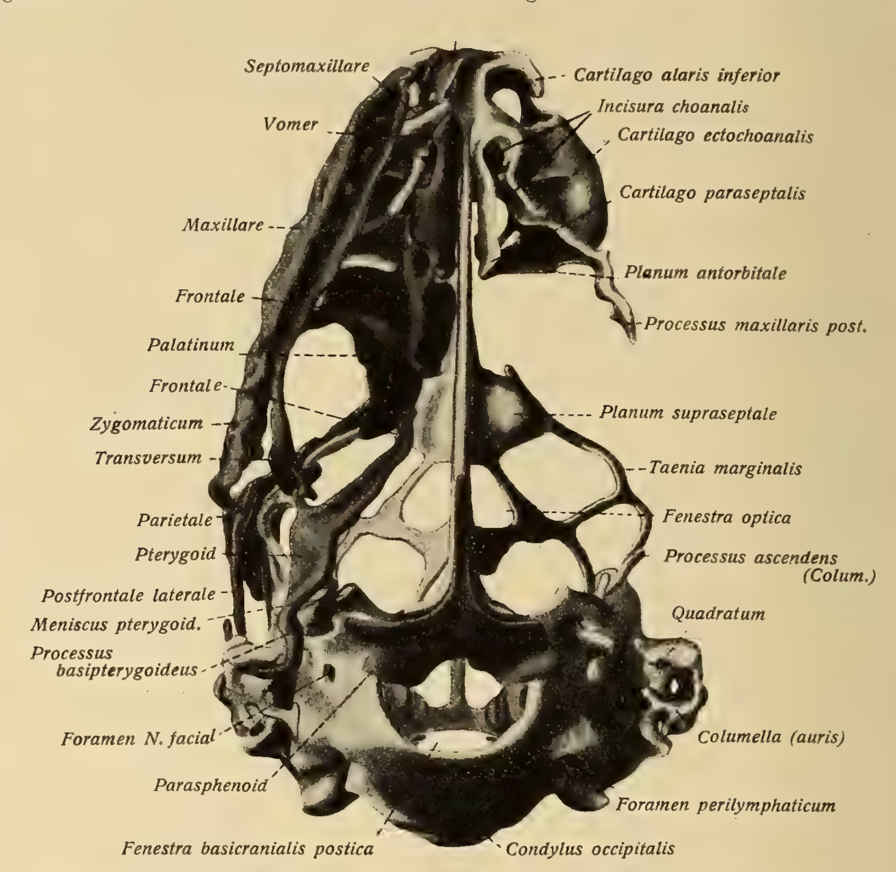
Wie sich, von einer solch tiefen Stufe aus, die Verhältnisse der übrigen Reptilien und der Mammalia

entwickelt haben, d. h. welche Fortschritte dieselben über jene hinaus, aber doch in Anknüpfung an dieselbe, erfahren haben, und in welcher Weise diese Fortschritte erreicht worden sind, habe ich an dem genannten Orte (1908, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 11) auseinandergesetzt; ich verweise darauf.

Wenn wir nun sehen, daß der Choanenausschnitt des primordialen Solum nasi beim jüngeren *Chelone*-Embryo, in *Dermochelys* aber sogar noch beim reifen Embryo, bis ganz in die Nähe der Lamina transversalis anterior nach vorn reicht, also den *Hatteria*- und den, in diesem Punkte, noch *Hatteria*-gleichen Saurierverhältnissen (Textfig. 50, p. 188) noch sehr nahe kommt, so ist darin zweifellos ein sehr primitiver Zustand gegeben und, man darf zugleich sagen, phylogenetisch wiederholt. Ferner darf man sagen, daß, in diesem Punkte,



Textfig. 49. Schädelbasis einer erwachsenen *Hatteria punctata*. *Bo* = Basioccipitale. *Bsp* = Basipostsphenoid. *J* = Jugale. *M* = Maxillare. *P* = Palatinum. *Pm* = Praemaxillare. *p. m.* = Processus medialis ossis pterygoidei. *pr. bpt.* = Processus basipterygoideus. *Psp* = Parasphenoid. *Pt* = Pterygoid. *Q* = Quadratum. *Qj* = Quadratojugale. *St* = Stapes. *Tr* = Transversum. *V* = Vomer.



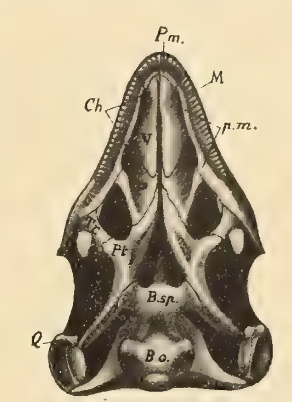
Textfig. 50. Schädelbasis eines 47 mm langen Embryos der *Lacerta agilis*. Nach Gaupp (aus Gaupp: Die Entwicklung des Kopfskelettes, in: O. Hertwig's Handbuch der Entwicklungslehre. Bd. III. Teil 2. p. 763).

Dermochelys tiefer steht als *Chelone*; denn sie hat die lang ausgestreckte Choanenincisur nicht nur deutlicher ausgeprägt als *Chelone*, sondern behält dieselbe, in der primitiven Form, auch viel länger als jene, indem (nach Nick's Darstellung) noch der reife Embryo einen weit nach vorn reichenden Choanenausschnitt besitzt, was bei *Chelone* nicht der Fall ist.

Rechnen wir noch das mitgeteilte Verhalten jüngerer *Emys*-Embryonen hinzu, so darf man wohl als sicher annehmen, daß die Vorfahren der Schildkröten, und zwar ganz offenbar noch die unmittelbaren Vorfahren, eine weit nach vorn reichende Incisura choanalis besessen haben, etwa in der Art, wie sie heute noch *Hatteria* und die Saurier besitzen; ein Zustand, welcher heute noch vom reifen Embryo der *Dermochelys* nahezu erreicht wird, und damit dieser Form, in dem fraglichen Punkte, eine sehr tiefe Stufe in der Schildkrötenreihe anweist.

An *Hatteria* können wir nun den ursprünglichen Zweck einer solch tiefen, weit nach vorn, bis zum caudalen Rande der Lamina transversalis anterior reichenden Choanenincisur erkennen: ohne jeden Zweifel ist

hier die Incisur, ihre Form und Größe, die notwendige Folge des Verhaltens der Choanenspalte, indem sie in dem Dienste des unmittelbaren Zusammenhanges der Spalte mit der über ihr gelegenen Nasenhöhle, in dem oben genannten Sinne, steht. Nämlich: da die Choanenspalte vorn unmittelbar hinter dem primitiven Gaumen, an dessen caudalem Rande, am Knochenskelette also am caudalen Rande des (eines Gaumenfortsatzes noch entbehrenden) Prämaxillare, des Knochens des primitiven Gaumens, beginnt, und zugleich in ganzer Länge, also auch schon in ihren vordersten, gleich auf die Ausmündung des Jacobson'schen Organes folgenden Teilen, direkten offenen Zugang nach oben zur Nasenhöhle hat (vergl. die Fig. 19—27 auf Taf. VII meiner angeführten Arbeit aus dem Jahre 1908), da andererseits der primitive Gaumen, in orocaudaler Richtung, viel kürzer ist als die epithelialen Nasenschläuche und die Nasenkapsel, insbesondere deren hier in Betracht kommendes Solum nasi, indem er, auf die Kapsel bezogen, nur unter dem vordersten Teile derselben, also im Bereiche der Lamina transversalis anterior, liegt, so ist die notwendige Folge von alledem, daß im Boden der Nasenkapsel, entsprechend der ganzen Länge der Choanenspalte, ein langgestreckter, orocaudalgerichteter Spalt entstehen und vorhanden sein muß, eben weil die Choanenspalte in ganzer Länge nach oben mit der Nasenhöhle in unmittelbarem, offenem Zusammenhange steht. Und da der caudale Rand des primitiven Gaumens ungefähr mit dem caudalen Rande der Lamina transversalis anterior zusammenfällt, so muß der Choanenausschnitt des Solum nasi auch bis zum caudalen Rande der Lamina nach vorn reichen. Die Choanenincisur ist also, in ihrer ursprünglichen Form und Ausdehnung, ein Anpassungsprodukt an die primitivste Form der Amniotenchoanenspalte, wie sie heute noch bei *Hatteria* vorliegt.



Textfig. 51. Schädelbasis einer erwachsenen *Lacerta agilis.* Doppelte natürliche Größe. *Bo* = Basioccipitale. *Bsp* = Basipostsphenoid. *Ch* = Choane. *M* = Maxillare. *P* = Palatinum. *Pm* = Praemaxillare. *p. m.* = processus medialis (palatinus) des Maxillare. *Pt* = Pterygoid. *Q* = Quadratum. *Tr* = Transversum. *V* = Vomer.

Andererseits nun dürfen wir, auf Grund des soeben erhaltenen Ergebnisses, sicherlich auch umgekehrt, bei höheren Formen mit anderem, d. h. abgeändertem Verhalten der Choanenspalten, aus der Anwesenheit einer langen, weit nach vorn reichenden Incisura choanalis am Boden der Nasenkapsel Schlüsse ziehen auf ein früheres, d. h. auf ein ehemals vorhanden gewesenes primitiveres Verhalten der Choanenspalten. So finden wir z. B. bei den meisten Sauriern am Skelett, sowohl am Knorpelskelett wie am knöchernen Schädel, bezüglich der Choanenlücken noch die gleichen Verhältnisse vor wie bei *Hatteria*, d. h. am Knorpelskelette eine lange Choanenincisur des Solum nasi, nach vorn bis zur Lamina transversalis anterior reichend (Textfig. 50, p. 188), am macerierten Knochenschädel eine lange schlitzförmige Choane, welche vorn am caudalen Rande des Prämaxillare beginnt, lateral von dem Maxillare, medial dem Vomer, caudal dem Palatinum begrenzt wird (Textfig. 51, p. 189). Dennoch hat die Choanenspalte, im Vergleich mit *Hatteria*, bei den meisten Saurierformen (eine Ausnahme macht *Uromastix acanthinurus*, welche sich noch verhält wie *Hatteria*) eine Veränderung erfahren, und zwar derart, daß ihr vorderer, hinter dem primitiven Gaumen gelegener Abschnitt in eine Rinne, die Choanenrinne, welche nicht mehr direkten Zugang nach oben zur Nasenhöhle hat, umgestaltet worden ist, und nur ihr hinterster Teil als offen mit der Nasenhöhle kommunizierende Choanenöffnung, in welche natürlich zugleich die Choanenrinne caudalwärts einmündet, erhalten geblieben ist. Diese Veränderung ist die Folge einer über dem vorderen Teile der ursprünglichen (beim Embryo noch vorhandenen) Choanenspalte stattgehabten Verwachsung der einander gegenüberliegenden Wände. Den ganzen Vorgang zeigt uns heute noch die Ontogenese der betreffenden Saurier (z. B. *Lacerta*; vergl. meine Arbeit aus 1908, Zeitschr. f. Morphol. und Anthropol.). Trotz dieser Veränderungen an den Weichteilen haben sich aber bei den meisten Formen am Skelette noch die ursprünglichen Verhältnisse, wie wir sie bei *Hatteria* vorfinden, wenigstens im Prinzipe, erhalten; und wenn wir nun aus diesen Skelettverhältnissen schließen, daß auch bei den Sauriern ursprünglich, und zwar noch im erwachsenen Zustande, Choanenspaltenverhältnisse vorhanden gewesen sein müssen wie bei den Rhynchocephalen, so wird dieser Schluß

ebensowohl durch den Dauerzustand der *Uromastix* wie durch die Ontogenese (wie von mir an *Lacerta* gezeigt, 1908) unmittelbar bestätigt, und damit die Berechtigung eines solchen Schlusses überhaupt dargetan.

Auf die Schildkröten nun angewendet, so können wir also, nach dem Gesagten, aus dem Vorhandensein eines langen, weit nach vorn reichenden Choanenausschnittes des Solum nasi bei Embryonen *(Dermochelys, Chelone)* schließen: nicht nur, daß die Vorfahren dieser Tiere einen solch langen Choanenausschnitt am primordialen Ethmoidalskelette als Dauerzustand besessen haben, sondern auch daß die Choanenverhältnisse in Vorzeiten einmal entsprechend, d. h. anders als heute, gewesen sein müssen, und zwar im Prinzipe ähnlich so wie heute noch bei *Hatteria* und manchen Sauriern *(Uromastix acanthinurus)*. Mit anderen Worten: es müssen auch bei den Schildkrötenvorfahren einmal, in langen Vorzeiten, den langen, weit nach vorn reichenden Choanenincisuren des Knorpelskelettes lange, schlitzförmige Choanenspalten entsprochen haben, welche u. a. dadurch ausgezeichnet waren, daß sie unmittelbar hinter dem primitiven Gaumen, auf das Knorpelskelett bezogen gleich hinter dem caudalen Rande der Lamina transversalis anterior ihren Anfang nahmen und sich, von hier an, als längliche Schlitze caudalwärts erstreckten. Dabei wird man wohl zugleich anzunehmen haben, daß diese primitiven Choanenspalten der Schildkrötenvorfahren, auf die Nasenschläuche bezogen, sich nicht nur über das Bereich der heutigen, geschlossenen Choanengänge erstreckten, sondern, nach Analogie der Verhältnisse der *Hatteria*, auch über den die Concha bergenden Teil des Cavum nasi proprium, über die sogen. Muschelzone, also über eine Strecke derjenigen Teile, welche heute durch die Pars posterior des Recessus inferior eingenommen wird. Vielleicht gilt das letztere nur für weit zurückliegende Zeiten der Schildkrötenaszendenz; der übrige Teil der hier geforderten Annahme erhält aber heute noch durch die Ontogenese der lebenden Schildkröten eine unmittelbare Stütze. Ich habe nämlich früher (vergl. vor allem 1911, Anatom. Anz., Bd. 38, p. 624—635), gerade an *Imbricata*, nachgewiesen, daß die geschlossenen Choanengänge der älteren Embryonen aus Teilen der primitiven Nasenschläuche hervorgehen, welche bei jüngeren Embryonen im Gebiete der Choanenspalten liegen, d. h. sich durch die letzteren nach unten in die Mundhöhle öffnen. Die Entstehung der Choanengänge aus diesen Teilen der Nasenschläuche erfolgt dadurch, daß sich die schlitzförmigen Choanenspalten der jüngeren Embryonen (mit etwa 3,6 mm Msl), im Verlaufe der Weiterentwicklung, durch Verwachsung ihrer Ränder im Anschlusse an den vorher schon gebildeten primitiven Gaumen, in orocaudaler Richtung, schließen bis auf dauernd offen bleibende caudale Reste, die definitiven Choanen, welche danach zugleich an das caudale Ende der Choanengänge zu liegen kommen[1]. Diese Genese der Choanengänge der *Imbricata* beweist, oder kann wenigstens als Hinweis darauf aufgefaßt werden, daß im Gebiete der heute nach unten geschlossenen Choanengänge früher, bei den Vorfahren der Schildkröten, die Choanenspalten gelegen waren, die letzteren also viel weiter nach vorn reichten als die Choanen der heutigen Schildkröten, zum mindesten also nach vorn bis zum vorderen Ende der heutigen Choanengänge. Bei den entfernteren Vorfahren der Schildkröten aber erstreckten sie sich, m. E., wahrscheinlich noch weiter nach vorn, über das Gebiet der Muschelzone des Cavum nasi proprium, wie bei *Hatteria*. Die embryonale, weit nach vorn gerichtete Ausdehnung der Choanenincisur deutet, m. E., darauf hin, zumal wenn wir uns, wie oben geschehen, die Ursprünglichkeit und tiefe Organisationsstufe der *Hatteria*-Verhältnisse vergegenwärtigen. Daß ich damit die Schildkröten nicht von Rhynchocephalen abstammen lassen will, brauche ich kaum besonders hervorzuheben. Es handelt sich nur darum, bestimmte Organisationsverhältnisse eines einzigen Organsystems allgemein vergleichend zu begreifen, ohne Rücksicht auf die speziellen Wege der abgelaufenen Phylogenese, welche uns heute noch nicht aufgeklärt sind.

---

[1] Meine Darstellung der Genese der Choanengänge, wie überhaupt des Gaumens, der Schildkröten ist von Fleischmann's Schüler K. Thäter wiederholt angegriffen und als falsch bezeichnet worden. Thäter hat aber bei keiner einzigen Schildkrötenart wirklich die Entwicklungsgeschichte lückenlos verfolgt; vor allem aber hat er nicht *Chelone* untersucht, bei welcher die betreffenden Verhältnisse, wie im erwachsenen Zustande, so auch während der Ontogenese am ausgeprägtesten sind. Daher kann Thäter's Urteil nicht maßgebend sein. Außerdem kann *Chelone* nicht an einer anderen Schildkrötenart nachgeprüft werden. Ich komme auf Thäter's Einwände weiter unten nochmals zurück.

Auch in der Entwicklung der Deckknochen am Boden der Nasenkapsel, also des Gaumens, gibt es eine Erscheinung, welche, wie ich glaube, die oben angestellten Erwägungen rechtfertigt. Beim erwachsenen Tiere liegt bekanntlich am Knochenschädel die Choane hinter einer vom Maxillare und Palatinum einerseits und Vomer andererseits gebildeten Brücke, also weit caudal vom caudalen Rande des Prämaxillare entfernt (Textfig. 41, p. 163). Bei *Hatteria*, als welche auch hier den primitivsten Zustand unter allen lebenden Amnioten aufweist, beginnen die Choanen des Knochenschädels bereits am caudalen Rande des Prämaxillare (Textfig. 49, p. 188). Außerdem sind dieselben hier langgezogen, schlitzartig und schauen nach unten; bei *Chelone* dagegen schauen sie, in der Hauptsache, caudalwärts und sind nicht langgezogene Schlitze, sondern haben mehr rundliche Form und sind schräg dorsoventral gestellt. Daß *Hatteria* hier wirklich primitiver ist, unterliegt keinem Zweifel. Nun tritt in der Entwicklung der *Chelone* ein Zustand vorübergehend auf, welcher in den Hauptzügen durchaus an den Dauerzustand der *Hatteria* erinnert, wie aus Fig. 3 (auf Taf. 3) zu ersehen ist. Auf der Stufe meines Modelles befindet sich nämlich an der Stelle der späteren, durch Vomer, Maxillare und Palatinum gebildeten Gaumenbrücke ein länglicher, in orocaudaler Richtung, schräg von oralmedial nach caudallateral gestellter Spalt, welcher vorn vom Prämaxillare, lateral vom Maxillare, medial vom Vomer, caudal vom Palatinum begrenzt ist. In dieser Lage und Begrenzung entspricht der Spalt durchaus der Choane des Knochenschädels der *Hatteria* (vergl. Fig. 3, Taf. 3, mit Textfig. 49, p. 188). Freilich erhebt sich bereits auf dieser Stufe der *Chelone*-Zustand über den *Hatteria*-Zustand, nämlich dadurch, daß das Prämaxillare bereits einen Gaumenfortsatz besitzt (Fig. 3, Taf. 3), welcher *Hatteria* noch fehlt, durch seine Anwesenheit aber die Choanenknochenlücke von vornher an Größe beeinträchtigt. Auch ist weiter hervorzuheben, daß Vomer und Maxillare ebenfalls besondere Gaumenfortsätze besitzen, welche *Hatteria* noch nicht hat. Von diesen spezifischen Besonderheiten, welche mit der Entwicklung des sogenannten „sekundären" Gaumens der *Chelone* (des Palatum vomeromaxillare s. Tegmen oris primarium commutatum meiner Bezeichnungsweise, 1908) zusammenhängen, abgesehen, erinnert die Stufe des Modelles, im Punkte der knöchernen Choanen, an den *Hatteria*-Zustand.

Wichtig ist nun das Verhältnis des Spaltes zwischen den Deckknochen zur Incisura choanalis des Solum nasi der primordialen Nasenkapsel. Wir haben oben gesehen, daß auf der Stufe meines Modelles die Incisura choanalis relativ, d. h. für eine Schildkröte, noch recht groß und ziemlich weit nach vorn ausgedehnt ist (Fig. 3, Taf. 3). Die entsprechende Lücke zwischen den Deckknochen (Prämaxillare, Vomer, Maxillare, Palatinum) erstreckt sich nun nach vorn zu ungefähr ebensoweit wie die Incisura choanalis, so daß die vorderen Enden beider ungefähr zusammenfallen, zumal wenn man die kleine, nach vorn und seitlich gerichtete (in Fig. 3, Taf. 3, auf der rechten Seite sichtbare) Ausbuchtung der Choanenincisur mitrechnet. In der Längenausdehnung nach vorn zu decken sich also die beiderseitigen Lücken im Knorpel und zwischen den Deckknochen. — Ich habe oben nun weiter dargetan, daß, im Anschluß an das vordere Ende der Choanenincisur, eine Grenze im Knorpel nach vorn verläuft, welcher auf jüngerer Embryonalstufe tatsächlich ein Spalt im Knorpel entspricht; daß dieser Spalt nichts anderes ist als der vordere Abschnitt der Choanenincisur, diese also, auf der jüngeren Stufe, vorwärts bis zur Ebene der Mitte der Längenausdehnung der Fissura paraseptalis, d. h. bis nahe an die Lamina transversalis heran, reicht (* auf der rechten Seite der Fig. 3, Taf. 3). Diese vordere Grenze der beim älteren Embryo (Stufe des Modelles) linienhaften Fortsetzung der Choanenincisur fällt ungefähr zusammen mit der Grenze zwischen Körper und Gaumenfortsatz des Prämaxillare. Ziehen wir also, in Gedanken, einmal vom Prämaxillare den Gaumenfortsatz ab und denken uns die Choanenincisur, wie beim jüngeren Embryo, bis zu dem vorhin genannten Punkte nach vorn zu ausgedehnt (d. h. bis fast zur Lamina transversalis anterior), so haben wir eine weitere sehr bemerkenswerte Annäherung an den *Hatteria*-Zustand.

Wir haben also bei *Chelone* drei Erscheinungen, welche in bestimmter Richtung auf einen wesentlich primitiveren Ausgangszustand für die Verhältnisse des Gaumens und der Choanen der heutigen Schildkröten hinweisen, nämlich: 1. die Genese der Choanengänge: die Entstehung derselben aus Teilen der Nasenschläuche,

welche bei jüngeren Embryonen im Gebiete der Choanenspalten liegen; 2. die Anwesenheit einer weit nach vorn ausgedehnten Incisura choanalis am Solum nasi der primordialen Nasenkapsel auf gewissen Stufen der Embryonalentwicklung; 3. die Anwesenheit eines, seiner Lage nach, der Choanenlücke des Knochenschädels der *Hatteria*, sowie der Incisura choanalis des Knorpelskelettes entsprechenden Spaltes zwischen den Deckknochen Prämaxillare, Maxillare, Palatinum und Vomer auf der Stufe des Embryos mit 15,5 mm Msl. Die genannten drei Punkte deuten auf einen Ausgangszustand hin, welcher im wesentlichen dem *Hatteria*-Zustand gleich oder ähnlich gewesen sein muß.

Die Entwicklung der typischen Schildkrötenverhältnisse ist zweifellos, gleichwie bei den Sauriern, von den epithelialen Nasenschläuchen ausgegangen und hat mit Veränderungen dieser Teile begonnen, insbesondere, hinsichtlich des hier in Rede stehenden Punktes, mit Veränderungen im Gebiete der ursprünglich vorhanden gewesenen primitiven Choanenspalten; Veränderungen, welche schließlich zur Entstehung der geschlossenen, röhrenförmigen Choanengänge und der weiten caudalen Zurückverlagerung der zugleich in ihrer Form und Stellung veränderten Choanen führten, sowie zur Vergrößerung des weichen Gaumens, durch Anfügung des im Bereiche der Choanengänge gelegenen und mit diesen entstandenen sogenannten „sekundären" Gaumens an den primitiven Gaumen. Erst dann dürften die Veränderungen am Skelette erfolgt sein: zunächst die Reduktion der Choanenincisur des Knorpelskelettes, vom vorderen Ende derselben ausgehend und in einer Überbrückung durch Knorpel bestehend; weiter die Entstehung und Ausbildung des Gaumenfortsatzes des Prämaxillare, welcher die Choanenlücke des Knochenschädels verkürzte (wie dies auch bei den Sauriern der Fall ist; dann die Ausbildung von medialwärts gerichteten Fortsätzen, sogenannten Gaumenfortsätzen, an den Maxillaria und eventuell noch Palatina, zugleich mit einer gewissen Umänderung der Form dieser Knochen (über welchen Punkt ich 1907, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., ausführlich gesprochen habe); schließlich die Verschmelzung der beiden Vomeres zu einem einheitlichen, unpaarigen, zugleich verschmälerten Knochen zwischen den einander näher rückenden Choanenlücken, ebenfalls verbunden mit einer Umformung, derart, daß der Knochen eine lange Dorsalplatte (die ursprünglichen Teile enthaltend), einen absteigenden Teil und eine Basal- oder Gaumenplatte (die jüngeren Teile enthaltend) bekam. Endlich begann mit der Ausbildung der zuletzt genannten Teile des Vomers zugleich der Zusammenschluß der Gaumenplatte des Vomers und der beiden Maxillaria, und zwar von vornher, im Anschlusse an die Gaumenplatte des Prämaxillare, und damit die Ausbildung des sogenannten „sekundären" Gaumens des Knochenschädels, welche bekanntlich noch innerhalb der Reihe der heutigen Schildkröten zahlreiche Abstufungen des Grades aufweist, ihre höchste Stufe bei *Chelone* erreicht. Entsprechend der stufenweise erfolgenden Entwicklung des „sekundären" Gaumens geht die caudale Verlagerung der Choanen vor sich. — So steht mir, auf Grund der heute noch zu verfolgenden ontogenetischen Vorgänge, sowie der daraus abgeleiteten phylogenetischen Erwägungen, die Entwicklung der Choanen- und Gaumenverhältnisse der Schildkröten, in ganz groben Umrissen, vor Augen. Dabei möchte ich betonen, daß alle die genannten Vorgänge sich wohl zu einem einheitlichen, folgerichtig geordneten Gesamtprozesse und Gesamtbilde der Entwicklung zusammengefügt haben.

Ich komme nun noch kurz auf den Gaumen der *Dermochelys* zu sprechen.

Bekanntlich ist der knöcherne Gaumen dieses Tieres, obwohl dasselbe eine Meerschildkröte, und zweifellos auch ein naher Verwandter der Gattung *Chelone* ist, doch anders gebaut als der *Chelone*-Gaumen, nämlich viel einfacher: die Choanen liegen weit vorn und sind vom Prämaxillare höchstens durch eine kleine, vom Vomer und Palatinum gebildete Knochenbrücke getrennt (s. Nick's Darstellung, p. 63). Auf alle Fälle ist es ein verhältnismäßig sehr einfacher Gaumen. Es fragt sich: liegt ein primär einfacher, oder ein sekundär einfacher Gaumen vor? Ich habe früher (1907) ein Urteil über diesen Punkt abgegeben, und zwar dahin, daß es ein primär einfacher Gaumen sei, nicht etwa ein sekundär einfacher, d. h. durch Rückbildung wieder einfach gewordener. Damals lagen mir nur die Beschreibung und Abbildungen Gervais' (1872) vor; die Arbeiten

van Bemmelens (1896) und Dollo's (1903) waren mir nicht zugänglich gewesen. Einen Gegensatz zwischen Gervais' Text und Abbildungen hatte ich wohl erkannt und auch hervorgehoben, mich aber an die Zeichnungen halten zu sollen geglaubt. Nick hat nun gezeigt, daß ich daran nicht gut getan habe. Indessen tut dies hier kaum etwas zur Sache.

Van Bemmelen vertritt (1896) die Meinung, daß in dem Gaumen der *Dermochelys* durch Rückbildung veränderte Verhältnisse vorliegen. Er weist (p. 282) auf eine „faltenartige, medianwärts gerichtete Kante" des Palatinums hin, welche an derjenigen Stelle des Knochens liegt, an welcher bei *Chelone* die hier vorhandene Gaumenplatte entspringt, und der „Rest einer zurückgebildeten Bodenplatte der Nasenhöhle", also eines früher vorhanden gewesenen, größeren „sekundären" Gaumens sei. Ähnlich urteilt Dollo (1903, cit. n. Nick), welcher in der schmalen Verbindung von Vomer und Palatinum hinter dem Prämaxillare, am vorderen Rande der Choane, den Rest eines „sekundären" Gaumens sieht. Nick schließt sich (1912, p. 63 und 64) dieser Auffassung an. Er meint, der Gaumen der *Dermochelys* sei von einem Gaumen ähnlich demjenigen der Cheloniiden abzuleiten und weist auf eine Leiste auf der Unterfläche des Vomers hin, welche wohl als eine rudimentäre Pars descendens zu deuten sei, gleichwie man in der vorderen Verbreiterung des Knochens den Rest einer Basalplatte zu erblicken habe. „Der Gaumen von *Dermochelys* ist allem Anschein nach nicht primär einfach, sondern es liegt Rückbildung vor aus einem Zustande, wie ihn etwa die Cheloniiden heute typisch aufweisen" (p. 64). „*Dermochelys* weist also im Gaumen hoch spezialisierte Verhältnisse auf." Eine Stütze seiner Auffassung entnimmt Nick auch seinen Befunden an der Nase der *Dermochelys* (p. 192).

Trotz der nun durch van Bemmelen, Dollo und Nick gegebenen klaren Darstellung der morphologischen Verhältnisse, welche aus eigener Anschauung kennen zu lernen mir bisher unmöglich war, ein Mangel, welcher aber durch das Studium der sehr ausführlichen Darstellung Nick's und seiner Abbildungen vollständig ausgeglichen wird, glaube ich doch sagen zu müssen, daß die früher geäußerte Ansicht, *Dermochelys* habe einen primär, nicht sekundär einfachen Gaumen, durchaus nicht etwa „nichtig" ist, wie Nick (p. 64) meint; wenn ich natürlich auch zugebe, daß ich mich, durch Gervais' unrichtige Abbildungen, in Einzelheiten habe irreführen lassen.

Zunächst habe ich die Meinung, daß die Gaumenverhältnisse der *Dermochelys* nicht gut von solchen wie bei den Cheloniiden abzuleiten sind. Die weite Ausdehnung des Palatinums, vermittelst eines Fortsatzes, nach vorn zu, lateral von der Choane, so daß es deren lateralen Rand bildet, sowie die Vereinigung, bezw. Verbindung dieses Palatinumfortsatzes mit dem Vomer vor der Choane, sind so eigenartige Verhältnisse, daß ich glaube, daß hier *Dermochelys* ihren eigenen Weg gegangen ist, unabhängig von den heutigen Cheloniiden. Die Trennung der beiden nahe verwandten Gruppen müßte danach schon auf tiefer Stufe, mit ganz primitiven Choanenverhältnissen, erfolgt sein. In der Tat sehe ich, im Gegensatze zu Nick (p. 64), keine besondere Schwierigkeit, die laterale Begrenzung der Choane durch das Palatinum aus einem primitiven Zustande, etwa nach Art der *Hatteria*, abzuleiten. Die Vorstellung, daß sich das Palatinum, mit einem schmalen Fortsatze, entlang dem medialen Rande des Processus palatinus ossis maxillaris und dem lateralen Rande der Choanenlücke nach vorn ausgedehnt habe (vergl. hierzu Textfig. 49 auf p. 188), hat m. E., auf Grund der embryonalen Verhältnisse, mit keinen genetischen Schwierigkeiten zu kämpfen. Wenn ich also auch meine frühere Darstellung, daß *Dermochelys*, in dem in Rede stehenden Punkte, sich unmittelbar an *Hatteria* anschlöße, abändern muß, so glaube ich doch das aufrecht halten zu können, daß es nicht sehr schwer ist, den *Dermochelys*-Zustand von einem *Hatteria*-ähnlichen Zustande, allgemein gesprochen also: von einem Zustande mit primitiven Choanen- und Gaumenverhältnissen, abzuleiten.

Was nun die von van Bemmelen (und auch Nick) erwähnte Leiste des Palatinums, sowie die von Nick auf der Unterseite des Vomers gefundene Leiste betrifft, so könnten sie an und für sich ebensogut als nicht zu weiterer Entfaltung gekommene Anfänge eines sekundären Gaumens angesehen werden, wie als

Reste eines ehemals stärker entfaltet gewesenen, durch Rückbildung größtenteils verloren gegangenen „sekundären" Gaumens. Denn die Entwicklungsgeschichte der *Chelone* lehrt, wie ich später zeigen werde und mein Modell bereits dartut (Fig. 3, Taf. 3), daß die Gaumenfortsätze des Maxillare, Palatinums und Vomers ihre ontogenetische Entwicklung als schmale Leisten anfangen. So wird es dann auch phylogenetisch gewesen sein. Endgültig entscheiden in dieser Frage könnte nur wieder die Paläontologie, aber erst dann, wenn sie lückenlos die wirkliche Phylogenese der *Dermochelys* aufgedeckt hätte. Bis dahin wird man, neben der Vergleichung, in erster Linie die Ontogenese zu Rate zu ziehen haben. Diese aber tut, wie soeben gezeigt, gar nicht so ohne weiteres meine Auffassung als „nichtig" dar.

Ferner: ich habe immer den großen „sekundären" Gaumen der Cheloniiden als Folge der Anpassung an das Hochseeleben aufgefaßt. Nun ist aber auch *Dermochelys* ein Hochseetier. Da wäre es schwer verständlich, warum sie nun trotzdem jenen Zustand wieder verloren hätte. Viel einfacher erscheint mir da die Vorstellung, daß sie die Entwicklung zu jenem Zustande überhaupt nie durchgemacht habe. Auch Nick sagt über die von ihm angenommene Rückbildung des ehemals größer gewesenen *Dermochelys*-Gaumens (p. 65): „Warum dies bei *Dermochelys* im Laufe der Entwicklung eingetreten ist, wird sich schwer erklären lassen." Nick denkt, in Anlehnung an Dollo, an einen durch die Art der Nahrung des Tieres hervorgerufenen Einfluß als bestimmenden Faktor. Van Bemmelen sagt (1896, p. 282): „*Dermochelys* ist ein Fleischfresser, *Chelone* ernährt sich von Pflanzenkost." Nach Nick (1912, p. 195) geben Vaillant und Dollo für *Dermochelys* Medusen, Dollo für die Cheloniiden Algen und *Zostera* als Nahrung an. Nick meint nun (p. 195), daß unter dem Einfluß der Medusennahrung, welches im Hinblicke auf ihre Vorfahren als eine Änderung der Nahrung bedeute, *Dermochelys* eine Reduktion des früher größer gewesenen Gaumens erfahren habe, während bei den Cheloniiden als Folge der Ernährung eine „gesteigerte Ausbildung des sekundären harten Gaumens" eingetreten sei. M. E. ist das doch sehr unsicher. Ich kann mir nicht gut vorstellen, daß hier wirklich die wahren Ursachen für das angenommene Geschehen aufgedeckt sind. Wenn man sieht, wie in der Reihe der Säuger der, morphologisch allerdings dem „sekundären" Gaumen der Schildkröten nicht gleichwertige, sekundäre Gaumen bei den allerverschiedensten Nahrungen und Ernährungsweisen im wesentlichen gleich gut ausgebildet bleibt, so, meine ich, wird man skeptisch hinsichtlich der Annahme, daß die Art der Nahrung einen solch bedeutenden Einfluß auf die Ausdehnung des Gaumens, insonderheit eines sekundären harten Gaumens, habe, in dem Sinne, daß ein Wechsel in der Nahrung den einmal erworbenen sekundären Gaumen zum fast völligen Schwunde bringen könne.

Jedenfalls zwingen nach meiner Ansicht die rein morphologischen Verhältnisse des Gaumens nicht zur Annahme, daß der Gaumen der *Dermochelys* im wesentlichen sekundär einfach sei und nicht primär einfach.

Nun gibt es aber eine Erscheinung, welche, m. E., zugunsten meiner Auffassung spricht: ich meine die Anwesenheit einer großen, sich weit nach vorn erstreckenden Incisura choanalis am Knorpelskelette bis zum Ende des Fetallebens. Nick scheint zwar geneigt zu sein, auch hier etwas Sekundäres zu sehen, ein mit der angenommenen Reduktion des Gaumens zusammengehendes „Größerwerden des Choanenausschnittes" (p. 195). Nach dem früher Gesagten erblicke ich dagegen hier ein Merkmal von zweifellos primitivem Charakter, das sich ontogenetisch auffallend lange erhält, viel länger als bei *Chelone*. Ich halte es nicht für gerechtfertigt, hier ein sekundäres Merkmal erblicken zu wollen. Man müßte dann doch annehmen, daß am Solum nasi erst sekundär wieder jener sehr tief stehende, alte, ursprüngliche Zustand, wie er durch eine tief einschneidende Choanenincisur gegeben ist, herbeigeführt worden wäre. Mir erscheint das wenig wahrscheinlich. Vor allem spricht dagegen, daß, wie Nick gefunden hat, der Choanenausschnitt nur beim Embryo so auffallend groß ist, beim erwachsenen Tiere dagegen nur noch sehr klein. Das zeugt doch von einem progressiven Gange der ontogenetischen Entwicklung von einer großen Incisura choanalis zu einer kleinen; also genau den gleichen Gang wie bei anderen Schildkröten. Das Ursprüngliche liegt einmal in der vergleichsweise auffallenden Größe und Deut-

lichkeit des Choanenschnittes beim *Dermochelys*-Embryo, sodann in der vergleichsweise sehr langen zeitlichen Erhaltung dieser Größe, bis auf die Stufe des reifen Fetus. Mir erscheint jede andere Auffassung weniger natürlich und gezwungen. Ist nun aber das Auftreten dieser langen und deutlich entwickelten Choanenincisur, sowie das Überdauern der ganzen Fetalzeit noch etwas Ursprüngliches, was also mir nicht zweifelhaft erscheint, so weist dieses, bei dem oben dargelegten Zusammenhange zwischen Lage der Choane, Tiefe der Choanenincisur und Ausdehnung des sekundären Gaumens, m. E. daraufhin, daß auch im knöchernen Gaumen der *Dermochelys* noch primär einfache Verhältnisse vorliegen, nicht sekundär einfache.

Wenn ich also auch nicht mehr, wie früher, sagen kann, *Dermochelys* habe gar keinen „sekundären" Gaumen, — die mir früher nicht genügend erhärtet erschienene, indessen, wie ich mich jetzt überzeugt habe, doch tatsächlich vorhandene Verbindung zwischen Vomer und Palatinum vor der Choane ist ein solcher —, so glaube ich doch das vertreten zu sollen, daß die ganz geringe Größe desselben ein ursprünglicher Zustand ist, kein sekundärer, als Reduktionsprodukt zu deutender. Andererseits sind die Art des „sekundären" Gaumens, seine Zusammensetzung durch Palatinum und Vomer, unter Ausschluß des Maxillare, sowie die Begrenzung der Choane an der lateralen Seite durch das Palatinum, so eigentümliche Merkmale, daß ich glaube, dies weist auf eine selbständige, unabhängig von dem Wege des Cheloniidengaumens erfolgte Entwicklung hin; woraus dann weiter folgt, daß *Dermochelys* und *Chelone* bereits auf einer gemeinsamen primitiven Ausgangsstufe sich getrennt haben.

Schließlich bemerke ich noch ausdrücklich, daß ich nicht sagen will, daß meine Ansicht unter allen Umständen die allein in Betracht kommende sei. Ich meine nur, daß dieselbe, solange nicht durch die Paläontologie wirklich das Gegenteil als richtig erwiesen ist, auf Grund der morphologischen Verhältnisse der rezenten Form, mindestens ebensogut begründet ist wie diejenige van Bemmelen's, Dollo's und Nick's; jedenfalls aber vor dieser den Vorzug der Einfachheit und geringeren Kompliziertheit hat; daß sie also noch nicht, wie Nick meint, „nichtig" sei, sondern sehr wohl und durchaus noch diskutabel und auch annehmbar.

Die caudale Wand der Nasenkapsel (Fig. 1, Taf. 1) zeigt eine, nahezu senkrecht gestellte große Lücke, welche wohl der Fissura orbitonasalis anderer Formen, etwa der Saurier (*Lacerta*, Gaupp), zu vergleichen, aber wesentlich größer ist als diese, und von ihr auch sonst abweicht. Wegen ihrer auffallenden Größe spricht man bei *Chelone* wohl am besten von einer Fenestra orbitonasalis.

Die Wand selbst kommt auf folgende Weise zustande:

Der Paries lateralis biegt sich, von dem Übergang der Commissura sphenoethmoidalis in das Tectum an abwärts, medialwärts um, so daß sein freier Rand nicht direkt caudalwärts, sondern zugleich und mehr noch gegen das Septum hin, also medialwärts gerichtet ist. So wird entlang der lateralen Begrenzung der Fenestra orbitonasalis eine schmale, caudolateralwärts gerichtete Fläche gebildet, welche als Fortsetzung des Paries lateralis erscheint, im ganzen aber mehr hinten als seitlich gelegen ist, und so eigentlich zur Hinterwand der Kapsel gehört. Unten nun, entsprechend dem caudalen Ende der Muschelrinne, geht aus dem soeben genannten Wandteile, sowie zugleich aus dem oberen Rande der Wurzel der Cartilago ectochoanalis, in kontinuierlicher Fortsetzung, eine Knorpelplatte hervor, auf deren Basis sich, auf der Außenseite, noch die Muschelrinne fortsetzt; diese Platte wendet sich zunächst, in nahezu horizontaler Richtung, medialwärts zum Septum hin (Textfig. 36, p. 159), um sich dann, an diesem entlang, als ein sich allmählich verschmälernder Fortsatz, schräg nach oben und etwas caudalwärts zu erstrecken (vergl. auch Textfig. 37 u. 38, p. 158 u. 159), ohne mit dem Septum zu verschmelzen. Aufwärts reicht der Fortsatz etwas über die Mitte der Höhe des Septums hinaus. Die Platte beteiligt sich in ganzer Länge an der Begrenzung der Fenestra orbitonasalis, und zwar bildet ihre, annähernd horizontale Wurzel die untere Begrenzung der Fenestra, der aufsteigende Fortsatz die untere Hälfte der medialen Begrenzung, die obere Hälfte der letzteren dem Septum überlassend. Die Wurzel, der mehr horizontale Teil der Knorpelplatte, nimmt, so wie sie auf der Außenseite eine Fortsetzung der Muschelrinne trägt, auf der Innen-

seite, welche der Nasenhöhle zugekehrt ist, das caudale Stück der Concha auf, so daß die letztere, wie bereits Gegenbaur (1873, p. 16) angibt, bis zum Septum reicht. Außerdem liegt die Wurzel der Platte, mit ihrem lateralen Teile, über dem Anfangsstücke des Choanenganges (Textfig. 36, p. 159), mit ihrem medialen Teile über dem oberen Rande der Dorsalplatte des Vomers, während schließlich der schräg aufsteigende Teil (Textfig. 37 und 38, p. 158 u. 159) über den vordersten Teil der Cartilago hyperchoanalis zu liegen kommt, von derselben jedoch in etwas größerer Entfernung sich befindend. Immerhin aber muß folgendes hervorgehoben werden: wie in Textfig. 37, p. 158, angedeutet, sind die beiden zuletzt genannten Knorpelstücke miteinander verbunden, und zwar durch ein eigentümliches, verdichtetes Bindegewebe, von der Art, wie wir es nun schon wiederholt kennen gelernt haben, und aus welchem an anderen Stellen Ergänzungen des Knorpelskelettes hervorgehen, d. h. auf dessen Grundlage das Primordialcranium wächst. Ob es auch hier, an Stelle der bindegewebigligamentösen Verbindung der jüngeren Stufe, später noch zu einer knorpeligen Verbindung, also zur Knorpelkontinuität, kommt, kann ich nicht sagen. Soviel aber darf man wohl doch sagen, daß die angegebene Verbindung vielleicht doch einen Fingerzeig abgibt für die Beantwortung der Frage nach der Herkunft der Cartilago hyperchoanalis: es ist nicht unwahrscheinlich, daß sie mit jener ihr verbundenen, und über ihr liegenden Knorpelplatte genetisch zusammengehört und einen Abkömmling derselben darstellt.

Die in Rede stehende Knorpelplatte nun selbst entspricht zweifellos dem, was man bei anderen Formen (*Lacerta*, Gaupp) Planum antorbitale genannt hat. Dieses Planum antorbitale bildet also das Dach des vorderen Teiles des Choanenganges (Ductus choanalis) und den Boden der Fenestra orbitonasalis, so die beiden letzteren voneinander trennend.

Ganz auffallend und merkwürdig ist die gegenseitige Stellung der Fenestra orbitonasalis und des Foramen olfactorium, sowie die Lage des letzteren zur Nasenkapsel. Bei den Sauriern (*Lacerta*, Gaupp) liegt die Fenestra olfactoria an der Decke der Nasenkapsel, im hinteren Abschnitte derselben, nach vorn von der Commissura sphenoethmoidalis, vor allem durchaus im Bereiche der Kapsel selbst, größtenteils nach vorn von der Ebene des caudalen Endes des Planum antorbitale, und großenteils auch vor der Fissura orbitonasalis; jedenfalls so, daß ihr vorderer, größter Teil unmittelbar in die Nasenhöhle hineinführt. Bei *Chelone* ist das doch etwas anders. Das Foramen olfactorium liegt in der Hauptsache caudal von der Nasenkapsel und auch caudal von dem oberen Teile der aufrechtstehenden Fenestra orbitonasalis. Daher tritt (Textfig. 38 u. 37, p. 159 u. 158) der Olfactorius, nachdem er das Foramen olfactorium passiert hat, zunächst in den Bereich des oberen Teiles der Fenestra orbitonasalis und durch diesen hindurch in die Nasenkapsel ein. Wenn wir also auch bei *Chelone* im Prinzipe natürlich alle Teile vorfinden, welche bei anderen Formen, wie den Sauriern, vorhanden sind, so ist doch die Anordnung und gegenseitige Lagerung derselben anders.

Die Fenestra orbitonasalis der *Chelone* ist sehr groß, die gleichnamige Fissur der Saurier (*Lacerta*) im Vergleich dazu recht klein. Umgekehrt ist die Fenestra olfactoria bei den Sauriern (*Lacerta*) groß, bei *Chelone* klein, zu einem Foramen geworden. Außerdem fließen bei *Lacerta* die beiderseitigen Fenestrae olfactoriae über dem oberen Rande des Septums zusammen, weil das Septum in ihrem Bereiche niedrig ist und sein oberer Rand wesentlich tiefer liegt als die beiden Commissurae sphenoethmoidales. Bei *Chelone* ist auch das anders: das Septum ist zwischen den beiden Foramina olfactoria sehr hoch (Textfig. 37 u. 38, p. 158 u. 159), ragt über die Ebene der Commissurae sphenoethmoidales hinaus, und zwar durch die Anwesenheit des oben beschriebenen, wie ein medianer Fortsatz des Tectums erscheinenden, dem Septum homokontinuierlich verbundenen, und hier seinen oberen Rand ausmachenden Knorpelstückes. Die beiden Foramina olfactoria werden dadurch vollständig voneinander getrennt (Textfig. 37 u. 38, p. 158 u. 159).

Durch die Fenestra orbitonasalis tritt der Nervus ethmoidalis des ersten Trigeminusastes in die Nasenhöhle ein (Textfig. 38 u. 37, p. 159 u. 158), kreuzt sich dann mit dem lateralen (dorsalen) Aste des Olfactorius über dem oberen Rande des Recessus superior posterior, indem er an der lateralen Seite des Olfactoriusastes vorwärts

läuft, um dann alsbald in einen lateralen und medialen Ast zu zerfallen. Der laterale Ast läuft über dem oberen Rande des Recessus superior posterior vorwärts und strebt allmählich dem, etwa im Bereiche der Ebene des vorderen Endes dieses Recessus gelegenen Foramen epiphaniale zu (siehe die beiden Seiten der Textfig. 36, p. 159), um durch dasselbe die Nasenhöhle zu verlassen. Der mediale Ast wendet sich im Bogen medianwärts zur Septumwand und in dieser abwärts. Über einige Zweige desselben, welche durch das Foramen praepalatinum austreten, ist schon gesprochen worden.

Die vordere Wand, Paries anterior, der Nasenkapsel (Fig. 5, Taf. 6), sonst, bei anderen Formen, auch Cartilago cupularis (Gaupp), Cupula anterior, genannt, verdient bei *Chelone* den letzteren Namen nicht, wenigstens nicht auf der Stufe meines Modelles, da sie nicht kuppelförmig gewölbt, sondern eben und dorsoventral senkrecht gestellt ist (Fig. 5, Taf. 6). Sie besteht jederseits: erstens aus einem unteren plattenförmigen, vor dem vorderen Ende der Pars anterior des Recessus inferior gelegenen, auf der Stufe des Modelles neben der Wurzel des Rostrums mit einem kleinen Foramen versehenen Teile; zweitens einem oberen, spangenartigen Teile, der Pars praenarina der Taenia paranarina. Gegen die laterale Wand ist die Vorderwand durch eine scharfe Kante abgesetzt. Der obere spangenartige Teil (kurz Taenia praenarina genannt) läuft schräg nach oben und medianwärts, konvergiert so mit demjenigen der anderen Seite, nähert sich demselben außerordentlich, ohne mit ihm zu verschmelzen, und bleibt auch vom Septum durch einen Spalt getrennt. Rückwärts geht er in die Pars supranarina der Taenia paranarina über. So entsteht jederseits ein einheitlicher Spangenbogen, die Taenia paranarina, mit einer dorsal und einer oral gelegenen Hälfte, jene, als Pars supranarina der Taenia (oder kurz Taenia supranarina), die Fenestra narina oben (dorsal), diese, als Pars praenarina der Taenia paranarina (oder kurz Taenia praenarina), die Fenestra vorn (oral) begrenzend.

Zwischen den beiden Taeniae paranarinae inmitten liegt ein Spalt, welcher caudal vom Tectum (da, wo der Rücken des Septums in dasselbe übergeht), lateral von den Taenien begrenzt ist, vorn, über dem Rücken des Rostrums, frei ausläuft, caudal und oral breiter ist als im mittleren Teile, entsprechend dem Maximum der Konvergenz der beiden Taenien, als wo er sehr eng ist, in der Medianlinie als Boden den vorderen, aufsteigenden Teil des tiefer als die Taenien gelegenen oberen Randes des Septums hat, seitlich davon jederseits in die Nasenhöhle führt. Durch den vorderen Teil des Spaltes, neben dem Rücken des Rostrums, treten Gefäße hindurch.

Das erwähnte kleine Foramen im plattenförmigen, unteren Teile der Vorderwand, neben der Wurzel des Rostrums (Fig. 5, Taf. 6), erinnert vielleicht an das Foramen apicale der Saurier (*Lacerta*, Gaupp); jedoch kann ich nichts von einem durch dasselbe austretenden Trigeminusaste finden. Überhaupt scheint das Foramen nichts Beständiges zu sein: bei einem nahezu gleich alten Embryo ist es nicht vorhanden und beim reifen Embryo fehlt es auch; auch Nick berichtet nichts von einem solchen bei *Midas*. Daher ist dasselbe vielleicht nur als nebensächliche Begleiterscheinung des Ganges der Verknorpelung anzusehen, welche nicht die morphologische Bedeutung des Foramen apicale der Saurier hat, die darin besteht, daß der Nervus medialis nasi hindurchtritt.

Die Taenia praenarina (Fig. 5, Taf. 6) hat eine vordere (orale) und eine hintere (caudale) Fläche, einen laterodorsalen und einen ventromedialen Rand. Auf dem laterodorsalen Rande, in seiner unteren Hälfte, erhebt sich, seitlich und aufwärts gerichtet, also schräg gestellt, ein Fortsatz, welcher, als Processus alaris, das Anfangsstück des Einführungsganges des Nasenschlauches seitlich unten umgreift (Textfig. 27, p. 157). Der Einführungsgang tritt also zwischen Processus alaris, oberem Teile der Taenia praenarina und vorderem Teile der Taenia supranarina hindurch, um unmittelbar davor sein Lumen, in der Apertura nasalis externa (Textfig. 27, p. 157), ausmünden zu lassen, nach hinten zu aber (Textfig. 28, p. 157), im Bereiche der Fenestra narina, unter die Taenia supranarina zu liegen zu kommen, und, noch im Bereiche der Fenestra, und zwar des caudalen Teiles derselben, sich mit dem Epithelschlauche des Cavum nasi proprium zu vereinigen (Textfig. 29—31, p. 157 u. 158). Das vordere Ende des Einführungsganges ruht also, mit seiner Unterseite, im Winkel zwischen Processus alaris

und vorderstem Teile der Taenia supranarina (Fig. 5, Taf. 6), auf dem oberen (dorsolateralen) Rande der oberen Hälfte der Taenia praenarina (welches man sich an Textfig. 27, p. 157, ohne weiteres klar machen kann, wenn man sich das hier gezeichnete Stück der Taenia praenarina mit der medialen Ecke des Processus alaris knorpelig verbunden denkt, welches den tatsächlichen Verhältnissen eines etwas [nur ganz wenig] weiter vorn gelegenen Schnittes entsprechen würde).

Die Fenestra narina (Fig. 1 und 5, Taf. 1 und 6, und Textfig. 27—30, p. 157) liegt an der vorderen oberen seitlichen Ecke der Kapsel, hat unregelmäßige Gestalt, und ist in zweifacher Richtung schräg gestellt: von vorn medial nach hinten lateral und von oben medial nach unten lateral. Ihr oberer Rand wird von der Pars supranarina, der vordere von der Pars praenarina (mit dem Processus alaris) der Taenia paranarina gebildet, der untere und der caudale Rand von dem Paries lateralis. Dabei ist zu bemerken, daß die beiden zuletzt genannten Ränder eigentlich zusammen ein einheitliches Ganzes, nur einen Rand, welcher orodorsalwärts konkav ist, bilden; sie stellen also zusammen eine Ausschnittslinie dar. — Gleich caudal vom Processus alaris, etwa in gleicher Höhe mit demselben, liegt im Bereiche der Fenestra ein isoliertes, rundliches Knorpelstückchen. — Wichtig ist die Lage der Fenestra. Bei den Sauriern (*Lacerta*, Gaupp) dehnt sich dieselbe an dem Boden und der Seitenwand der Kapsel aus, und zwar liegt ein großer Teil von ihr am Boden, der übrige im unteren Teile der Seitenwand. Bei *Hatteria* ist das Verhalten ähnlich. Bei *Chelone* hingegen ist es ganz anders: zum Boden der Kapsel hat die Fenestra überhaupt keine Beziehung: sie liegt vorn seitlich dorsal, im Bereiche des obersten Teiles der vorderen Hälfte der Seitenwand (Fig. 1 und 5, Taf. 1 und 6, Textfig. 27—30, p. 157). Darin weicht sie auch, wie eine Vergleichung mit den Abbildungen Seydel's (1896, p. 452 und 453) und Kunkel's (1912 b, Taf. 2—4, Fig. 25—27) lehrt, von *Emys* ab. Ich habe weiter oben schon darüber gesprochen und betont, daß wir diese weit nach oben verschobene Lage der Fenestra narina mit der Lebensweise des Tieres, und zwar mit dem bevorzugten Aufenthaltsorte desselben, also mit dem dauernden Wasserleben, insbesondere dem Leben im Meere, in genetischen Zusammenhang zu bringen haben: es liegt hier eine Wirkung der Anpassung an den bevorzugten Aufenthalt im Wasser vor. — Dies kommt auch an der Verlaufsrichtung des Einführungsganges der Nasenhöhle zur Geltung: bei *Testudo* und *Emys* ist dieselbe (nach Seydel's Abbildungen, 1896, p. 390 und 391 *Testudo*, p. 428 und 429 *Emys*, sowie nach Gegenbaur's Abbildung der *Testudo*-Verhältnisse in seiner vergleichenden Anatomie, Bd. I, p. 961, Fig. 600) horizontal, oder wenigstens nahezu horizontal, bei *Chelone imbricata* jedoch, nach meinen Befunden in der Serie des Modellembryos schräg gestellt, von vorn oben nach hinten unten. — Auch für *Chelydra* gibt Nick das gleiche an, indem er (p. 131) vom Einführungsgange dieses Tieres ausdrücklich sagt: „Er unterscheidet sich von dem bei *Emys* und *Testudo* darin, daß er stark nach unten geneigt ist und nicht fast horizontal verläuft wie bei diesen." Nick's Abbildungen (auf p. 132) lassen erkennen, daß die starke Neigung nach unten in der gleichen Richtung erfolgt, wie soeben für *Chelone* angegeben. Auch *Chelydra* ist eine den Wasseraufenthalt sehr bevorzugende Form. — Freilich: zu so ausgesprochener und eigentümlicher Wirkung des Wasserlebens wie bei den Krokodilen, deren Einführungsgang der Nasenhöhle direkt senkrecht, von oben nach unten verläuft, ist es bei *Chelone* und *Chelydra* nicht gekommen.

Daß das Rostrum nach den beiden Seiten hin mit der Vorderwand zusammenhängt, habe ich oben bereits gesagt. Der Zusammenhang ist derart, daß die Seiten des Rostrums, in ihren dem Rücken zugekehrten oberen Teilen, von vorn nach hinten, gegen die Vorderwand hin, sich verbreitern und dann jederseits über dem erwähnten kleinen Loche (Foramen apicale), lateralwärts abfallend, in die Vorderfläche der Vorderwand übergehen.

Ein Processus maxillaris posterior ist von mir an der Nasenkapsel der *Imbricata* nicht beobachtet worden. Auch keine sonstigen, etwa noch erwarteten Knorpelteile, wie z. B. das von Nick (1912, p. 152) beim *Midas*-Embryo am Boden der Nasenkapsel (und zwar nur auf einer Seite, nämlich rechts) gefundene isolierte Knorpelstückchen, welches vielleicht Parker's (1880) Knorpelspange „ethmopalatine" entspricht.

Erwähnt sei noch, daß Nick (p. 154) bei *Dermochelys* verschiedene Rudimente eines zweifellosen Processus maxillaris gefunden hat. Es ist dies ein weiteres Merkmal primitiver Natur, welches *Dermochelys* auszeichnet. Denn daß die Anwesenheit eines Processus maxillaris posterior ein primitiver Zustand ist im Vergleich zu dem Fehlen desselben, geht ohne weiteres hervor aus der Tatsache der weiten Verbreitung dieses Fortsatzes (und gerade bei Formen mit zweifellos ursprünglichen Verhältnissen der Pterygopalatinspange des Palatoquadratums, als welche ja zu dem Fortsatze vielfach Beziehung hat; Anuren, *Hatteria*).

Anhang zur Regio ethmoidalis: Bemerkungen über die Entwicklung des Gaumens der Schildkröten und Säuger.

Ich füge hier einige Bemerkungen an über die Entwicklung des Gaumens der Schildkröten, zum Teil als Antwort auf Thäter's wiederholte, aber ungerechtfertigte Angriffe auf meine früheren Darstellungen dieses Vorganges, in der Hauptsache aber als eine neue Begründung meiner früher geäußerten Ansichten und Auffassung; sowie einige Bemerkungen über die Entwicklung des sekundären Gaumens der Mammalia, als Paraphrase zu Frets' und Inouye's, von den meinigen hier und da abweichenden Ansichten und Ausführungen.

1. Schildkröten. Bekanntlich habe ich seinerzeit (Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. X u. XI, 1907 u. 1908) für Schlangen (*Tropidonotus*) und gewisse Schildkröten, nämlich solche, welche, am Skelette des Munddaches, mit einem sogenannten „sekundären" Gaumen ausgestattet sind, vor allen anderen also für *Chelone*, angegeben, daß, im Verlaufe der frühen Stufen der Ontogenese, eine Vergrößerung des durch beiderseitige Verwachsung der unteren Ränder der Nasenfortsätze entstandenen sogenannten primitiven (oder primären) Gaumens stattfindet, und zwar dadurch, daß im Anschlusse an den caudalen Rand des primitiven Gaumens eine Verwachsung der Ränder der (primären) Choanenspalten, eine gewisse Strecke weit, erfolgt, wodurch die definitiven Choanen, als welche als caudale Reste der primitiven Choanenspalten aufzufassen sind, entsprechend weit nach hinten verschoben erscheinen, und bei *Tropidonotus*, welche, als Schlange, ein wohlentwickeltes Jacobson'sches Organ, mit einem Ausführwege nach der Mundhöhle hin, besitzt, der Ausführungsgang dieses Organes, als stets am caudalen Rande des primitiven Gaumens gelegen, im fertigen Tiere, eben durch die neu hinzugekommene Brücke, von der Choane getrennt wird (vergl. darüber, außer den angegebenen Arbeiten, auch meine Darstellung im Anatom. Anz., 1911, 38. Bd., p. 609 f.).

Gegen diese, für *Tropidonotus* mit Born übereinstimmende Darstellung, hat dann Fleischmann's Schüler, K. Thäter, sehr heftig Einspruch erhoben (Morphol. Jahrb., 1910, Bd. 41, Heft 3), indem er das Hinzukommen einer weiteren Brücke zum primitiven Gaumen, vor allem die stellenweise Verwachsung der Choanenspalten, in Abrede stellt, und hat so eine nochmalige Darstellung der betreffenden Vorgänge meinerseits veranlaßt (Anatom. Anzeiger, 1911, 38. Bd., No. 24, p. 609—637), in welcher ich die Mangelhaftigkeit der Thäter'schen Untersuchungen (Th. hat die maßgebenden jüngeren Stufen überhaupt nicht untersucht) und das Irrtümliche seiner Ansichten dargetan und meinen eigenen, unveränderten Standpunkt, durch Wiedergabe einer größeren Anzahl Serienschnitte, nochmals erhärtet habe, und zwar sowohl für *Tropidonotus* wie *Chelone*. Diese Angaben haben nun von neuem Thäter veranlaßt, meiner Darstellung (wenigstens für *Chelone*) zu widersprechen (Morphol. Jahrb., 1912, 44. Bd., H. 4, p. 707—711); worauf ich kurz folgendes antworten möchte.

Zunächst stelle ich fest, daß Thäter sich jetzt, in seinem letzten Widerspruche gegen meine Darstellung, ganz auf die Schildkröten beschränkt; auf *Tropidonotus* hingegen gar nicht mehr eingeht, die dortigen Verhältnisse und Vorgänge, und unseren Streit darüber mit keinem Worte mehr erwähnt; als ob nichts geschehen wäre. Ich darf wohl dieses vollständige Verstummen über *Tropidonotus* auffassen als das stille Zugeständnis Thäter's, daß er sich wenigstens für *Tropidonotus* bereits von der Unrichtigkeit seiner Darstellung und dementgegen von der Richtigkeit der meinigen, als welche mit Born (1879) in Übereinstimmung ist, überzeugt hat.

Ehe ich nun auf die Verhältnisse der Schildkröten näher eingehe, schicke ich folgendes voraus.

Es ist sehr schwer, sich mit Fleischmann und seiner Schule auseinanderzusetzen, und zwar vor allem deswegen, weil sie in der Regel alle sonst üblichen Bezeichnungen der Teile verwerfen, dazu vielfach die mit diesen Bezeichnungen verbundenen Begriffe und begrifflichen Vorstellungen verlassen, so daß eine gegenseitige Verständigung schon deswegen ausgeschlossen erscheint, da man so in der Regel aneinander vorbeiredet. Zu alledem wechselt die Fleischmann'sche Schule sogar in den aufeinanderfolgenden eigenen Arbeiten Bezeichnungen für gleiche Dinge. — Die gebräuchlichen und gut begründeten Bezeichnungen der „Gesichtsfortsätze", wie Oberkiefer- Unterkieferfortsatz usf., sind, ohne jeglichen ausreichenden Grund, ganz verworfen worden [1], ebenso

[1] Peter hat bereits dagegen Stellung genommen (Anatom. Anz., 1911, Bd. 39, und Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1911, 20. Bd., 1. Hälfte, p. 79—81) und die von Fleischmann's Schüler Pohlmann (Morphol. Jahrb., Bd. 41), an Stelle von „Oberkieferfortsatz" und „Unterkieferfortsatz", benützten Bezeichnungen „Lippenwangenwulst" und „Unterlippenwulst" genügend gekennzeichnet und verworfen, zumal sie, im Hinblicke auf Pohlmann's eigene Begründung, teilweise geradezu falsch sind.

Ganz neuerdings läßt Fleischmann durch seinen Schüler Dohrer (Morphol. Jahrb. 1912. Bd. 44. Heft 4) für die Embryonen der Amnioten sogar die Bezeichnung „Schlundtaschen" beanstanden und die fraglichen Gebilde nur „ohne vergleichend anatomisches Präjudiz unter den Begriff „Seitensprossen des Rachens" zusammenfassen (man vergl. dazu Fleischmann's eigene Worte auf p. 625 und diejenigen Dohrer's auf p. 680 und 681). Ob Fleischmann sich davon wirklich einen Erfolg bei Fachgenossen verspricht?

die Bezeichnungen „lateraler" und „medialer Nasenfortsatz". So kommt es, daß man in Thäter's Entgegnung auf meine Darstellung dem mit jenen Bezeichnungen und den damit verbundenen feststehenden, begrifflich fixierten Dingen eng verknüpften Begriffe „primitiver Gaumen" gar nicht begegnet, obwohl er den Ausgangspunkt meiner ganzen vergleichenden Betrachtung bildet. Ja, Fleischmann selbst beschränkt den Geltungsbereich von Bezeichnung und Begriff „Gaumen" ganz auf die Säuger (Morphol. Jahrb., Bd. 41, p. 681—707) und polemisiert gegen mich, daß ich dies nicht getan. Ich werde nun, trotz Fleischmann und seiner Schule, weder von den hergebrachten und gut begründeten Bezeichnungen noch den damit verbundenen Begriffen abgehen, so wenig wie von der früheren Betrachtungsweise und Forschungsrichtung.

Durch die angegebene Sachlage ist es außerordentlich erschwert, teilweise sogar ganz unmöglich, sich mit Fleischmann's Schule auseinanderzusetzen. Im vorliegenden Falle ist dies besonders erschwert, weil ich, in meinen Darstellungen und Ansichten, von dem allgemein anerkannten, für die Fleischmann'sche Schule aber, wie es scheint, gar nicht mehr existierenden Begriffe „primitiver Gaumen" ausgehe, welcher für die Amnioten ein ganz bestimmtes Etwas darstellt (vergl. darüber auch Peter's Ausführungen in O. Hertwig's Handbuch der Entwicklungslehre, 2. Bd., 2. Teil, p. 34 f.). Born nämlich hat für *Lacerta* nachgewiesen (Morphol. Jahrb., 1879, 5. Bd., p. 80), daß die ursprüngliche Nasengrube dadurch in die mit äußerer Nasenöffnung und primitiver Choane ausgestattete Nasenhöhle umgewandelt wird, daß die unteren Ränder des lateralen und medialen Nasenfortsatzes, und zwar nur dieser beiden, ohne Beteiligung des Oberkieferfortsatzes, miteinander verwachsen, eben unter Aussparung je einer vorderen und hinteren Öffnung, des äußeren Nasenloches und der primitiven Choane. Die so, ursprünglich also ausschließlich durch die Nasenfortsätze gebildete Brücke heißt primitiver, oder, nach dem Knochen, welcher darin entsteht, auch prämaxillärer Gaumen. Peter ist, in seiner Darstellung im Hertwig'schen Handbuche, ausdrücklich von Born ausgegangen, und ich selbst habe Born's Angaben für *Lacerta* und *Tropidonotus*, durch eigene Untersuchungen, bestätigt. Dies hat mich zugleich zu einer schärferen Fassung des Begriffes „primitiver Gaumen" geführt, indem ich, auf Grund der ontogenetischen Vorgänge und Verhältnisse bei Rhynchocephalen (*Hatteria*), Sauriern (*Lacerta*) und Ophidiern (*Tropidonotus*), bei Reptilien nur das als primitiven Gaumen bezeichne, was auf die oben angegebene Weise, nämlich durch Verwachsung der Nasenfortsätze, welche Teile des Stirnfortsatzes sind, und nur dieser, ohne Beteiligung der Oberkieferfortsätze, welche zum Visceralbogengebiete gehören, entsteht. Und wiederholt habe ich darauf hingewiesen, daß man von diesen Vorgängen und den aus ihnen abstrahierten Begriffen ausgehen muß, wenn man ein Urteil über die Vorgänge darüber hinaus und diejenigen bei anderen Formen erlangen will; denn die Art und Weise der Entstehung des primitiven Gaumens bei den genannten Formen dürfte doch wohl für primitiv zu halten sein.

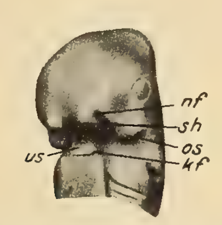
Da nun also, auf dieser primitiven Stufe, an der Bildung des primitiven Gaumens die Oberkieferfortsätze nicht beteiligt sind (worüber man auch Born's und Peter's Darstellung vergleichen wolle), so muß jeder Gaumen, an dessen Bildung nun, rückwärts von dem, auf die soeben angegebene Weise entstandenen, primitiven Gaumen, noch die Oberkieferfortsätze mit beteiligt sind, etwas anderes darstellen als wie jener ursprüngliche primitive Gaumen[1]. Wie ich nun nachgewiesen habe, gibt es sowohl bei *Lacerta* (wie überhaupt vielen, jedoch nicht allen Sauriern) wie bei *Tropidonotus* (also Schlangen) und Schildkröten eine derartige Bildung, und zwar im Anschluß an den primitiven Gaumen im ursprünglichen, oben angegebenen Sinne; was für *Lacerta* und *Tropidonotus* bereits Born erkannt hatte und auch Peter hervorhebt. Diese neue Bildung nannten meine Vorgänger „sekundären" Gaumen, welches ich jedoch verworfen habe, weil dieselbe mit dem sekundären Gaumen der Säuger nichts zu tun hat. Aber die Tatsache des Bestehens jener Bildung bleibt bestehen und wird durch kein Raisonnement der Fleischmann'schen Schule aus der Welt geschafft.

Die Verständigung mit der Fleischmann'schen Schule ist nun deswegen so schwer, weil sie alle jene, bei den anderen Forschern eine Rolle spielenden Begriffe und Vorstellungen fallen läßt. Außerdem aber hat noch keiner aus der Fleischmann'schen Schule bisher die Bildung des primitiven Gaumens im obigen, von Born und Peter inaugurierten Sinne einer besonderen, gründlichen und hinreichenden Untersuchung unterworfen. Insbesondere Thäter hat sich mit diesen Fragen so gut wie überhaupt nicht befaßt; dafür erklärt er, in seiner ersten gegen Born und mich gerichteten Arbeit (Morphol. Jahrb., Bd. 41, p. 487 u. 488), kurz und bündig: „Ich lasse die erste Anlage der Nasengrube sowie die Entstehung des äußeren Nasenloches und der primitiven Choanen (d. h. also des primitiven Gaumens, H. F.) hier außer Betracht, weil ich mich mit den jüngeren Studien nicht eingehend beschäftigt habe." Ich meine aber: wer nicht einmal die Entstehung des primitiven Gaumens untersucht hat, der kann auch nicht mitreden darüber, ob über die Entstehung dieses primitiven Gaumens hinaus noch etwas vor sich geht. Trotzdem beansprucht Thäter für sich hier ein maßgebendes Urteil und erklärt, im Anschluß an die soeben zitierten Worte, weiter: ich „opponiere bloß gegen die Darstellung von der weiter fortschreitenden Verwachsung der Choane". Und dies tut Thäter nicht nur für *Tropidonotus* und Schildkröten, sondern er wendet sich auch gegen meine, mit Born und Peter übereinstimmende Darstellung der Saurierverhältnisse und bezweifelt hier so ziemlich alles. Dabei hat Thäter Saurier überhaupt nicht untersucht, und von den übrigen Formen nicht einmal die Bildung des primitiven Gaumens; und bei *Tropidonotus* hat er auch dann noch, wie ich ihm nachgewiesen habe (Anatom. Anz., 1911, 38. Bd.), seine Untersuchung mit viel zu späten Stadien angefangen, in welchen fast schon alles fertig und der definitive Zustand im Zusammenhange zwischen Mund- und Nasenhöhle fast erreicht ist, so daß, in diesem Punkte, in den von ihm untersuchten Stadien eine Entwicklung kaum mehr statthat. Trotz alledem urteilt Thäter, und zwar mit seltenem Selbstbewußtsein, sowohl über Born wie mich — wobei denn oft genug einfache Kraftworte oder Kraftäußerungen den bedauerlichen Mangel an einer auch nur einigermaßen genügenden, eigenen Untersuchungsgrundlage ersetzen müssen —, und wiederholt jetzt, nach meiner neuerlichen Darlegung, sein Urteil in Sachen des Schildkrötengaumens; und dies, ohne genügende neuere Untersuchungen vorgenommen zu haben. Denn das Material von *Chelydra*, welches ihm zur Verfügung gestanden hat, weist, wie aus Dohrer's, eines anderen Fleischmann-Schülers, Worten (Morphol. Jahrb.,

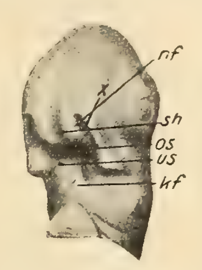
[1] Von der Bildung der Oberlippe, an welcher sich die Oberkieferfortsätze beteiligen (s. darüber auch Keibel, 1893), sehe ich hierbei natürlich ab.

44. Bd., 4. Heft, p. 694—696) klar hervorgeht, gerade in den entscheidenden Stufen eine empfindliche Lücke auf, indem in der Serie an Embryonen mit noch vollständig offenen Nasenfurchen oder Nasenrinnen (also noch ohne primitiven Gaumen) gleich solche Embryonen angereiht sind, in welcher die Gaumenbrücke bereits in ganzer Länge gebildet, in dieser Hinsicht also schon definitiv ist (vergl. nebenstehende Textfig. 52 u. 53). Die Entwicklungsvorgänge der entscheidenden Stufen hat also Thäter nicht beobachtet (vergl. auch Dohrer's hierhergehörige Worte am angeführten Orte); daher kann sein erneuter Einspruch gegen meine Darstellung keine Beweiskraft haben; ganz abgesehen davon, daß meine Angaben für *Chelone* nicht durch Beobachtungen an *Chelydra* widerlegt werden können, sondern nur durch solche an *Chelone* selbst, und zwar deswegen, weil *Chelone* im fertigen Zustande andere, viel weiter fortgeschrittene Verhältnisse aufweist als *Chelydra*, und über diese weit hinausgeht.

Sieht man nun aber näher zu, so wird man finden, daß Thäter's Beobachtungen und Ansichten, so wie er sie jetzt vorträgt, meiner Darstellung und Auffassung eigentlich gar nicht widersprechen, dieselben vielmehr bestätigen; und wenn dies



Textfig. 52. Seitenansicht des Gesichtsmodelles (Vergrößerung 17 : 1) eines Embryos der *Chelydra serpentina* von 7,0 mm Scheitelsteißlänge. Nach Dohrer (1912. Tafel XX. Fig. 15). „*Kf* = Kehlfeld. *nf* = Nasenfurche. *os* = Oberschnabel (Oberschnabellippe). *sh* = Schnabelhöcker. *us* = Unterschnabel (Unterschnabellippe)."



Textfig. 53. Seitenansicht des Gesichtsmodelles (Vergrößerung 17 : 1) eines Embryos der *Chelydra serpentina* von 8 mm Scheitelsteißlänge. Nach Dohrer (1912. Tafel XX. Fig. 16). Bezeichnungen wie in Textfigur 52. × bezeichnet die von Dohrer (p. 695 und 696) angenommene Stelle der späteren Verwachsung, durch welche die Gaumenbrücke entstehen soll.

Thäter ganz entgangen ist, so beruht das darauf, daß er sich, wie oben angegeben, gewaltsam, aber ohne zwingenden Grund, aus der ganzen sonst üblichen Darstellungsweise herausreißt und sich um die alten, eingebürgerten, wohlberechtigten und wohlbegründeten Vorstellungen und Begriffe so gut wie nicht bekümmert. In dieser Hinsicht sei folgendes hervorgehoben.

Thäter sagt, daß an der Verwachsung des „Choanennasenloches" (das ist also an der Bildung des Gaumens) „in erster Linie die beiden schwach gewulsteten Seitenränder" beteiligt seien. Diese schwach gewulsteten Seitenränder sind aber nichts anderes als die sogen. Nasenfortsätze der anderen Forscher. Und wenn diese, wie Thäter ausdrücklich sagt, nur „in erster Linie" an der Bildung des Gaumens beteiligt sind, so wird auch noch etwas in zweiter Linie, also ein Weiteres, daran beteiligt sein[1]; und das können dann nur die Oberkieferfortsätze (mit ihren vorderen Abschnitten) sein. In der Tat erwecken die Modelle, auf welche Thäter sich beruft, durchaus den Eindruck, daß auch diese an der Gaumenbildung, und zwar im caudalen Bezirke derselben, beteiligt sind. Das wäre aber das, was ich für *Emys* und *Chelone*, und zwar nach Maßgabe ihres von anderen Autoren sogen. „sekundären" Gaumens, angegeben und behauptet habe.

Weiter sagt Thäter, daß jene Verwachsung im vorderen Abschnitte der Nasenfurchen, also gleich hinter dem zum äußeren Nasenloche werdenden Teile, beginnt und von da caudalwärts fortschreitet. Das ist aber wieder das gleiche wie in meinen Beobachtungen und früheren Darstellung. Dann aber kommt doch der Oberkieferfortsatz in seiner Beteiligung an der Verwachsung zuletzt daran, und das ist nichts anderes, als wenn ich gesagt habe, daß im Anschlusse an den primitiven Gaumen (als solchen bezeichne ich ja nur das unter Beteiligung der Nasenfortsätze entstandene Gebilde) die in Rede stehende Verwachsung noch weiter ginge unter Beteiligung des Oberkieferfortsatzes; und bereits in meiner ersten Arbeit über diesen Gegenstand (Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., 1907, Bd. 10, Heft 3) habe ich (p. 448) ausdrücklich hervorgehoben, daß der Prozeß der ganzen Verwachsung einen einzigen, einheitlichen Vorgang darstellt, welcher sich, ohne Unterbrechung, kontinuierlich vollzieht, vom ersten Anfange an bis zum letzten Momente. Das ist aber das gleiche wie dasjenige, was jetzt Thäter angibt. Nur rechne ich eben denjenigen Teil der Gaumenbrücke, an dessen Bildung der Oberkieferfortsatz beteiligt ist, nicht mehr zum primitiven Gaumen, sondern bezeichne ihn anders, und zwar aus Gründen der vergleichenden Entwicklungsgeschichte und Anatomie, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht. Und daß die Beteiligung des Oberkieferfortsatzes an der Bildung des Gaumens bei *Chelydra* verhältnismäßig gering ist, spricht nicht im mindesten gegen meine Angaben für *Chelone*; denn sie muß geringer sein als bei dieser, wie aus der Verschiedenheit des fertigen Zustandes im Gaumen beider Gruppen ohne Weiteres hervorgeht. — Wenn nun Thäter jetzt selbst, gleich mir, angibt, daß die Verwachsung der Ränder der Nasenfurchen in orocaudaler Richtung erfolgt, so geht daraus dasjenige unmittelbar hervor, was ich immer angegeben habe: daß die Choanenspalten während dieses Vorganges, und zwar so lange wie er dauert, von vorn nach hinten zu teilweise verschlossen werden, und in dem Maße, wie dieses statthat, die definitive Choane ihre endgültige Lage weiter caudalwärts erhält. Und dies ist natürlich in den einzelnen Gruppen wieder in verschiedenem Maße der Fall und eben abhängig von der sagittalen Ausdehnung des Gaumens. — Übrigens läßt sich jene Verwachsung und ihre allmähliche caudale Ausdehnung direkt zahlenmäßig angeben; selbst bei Formen, bei welchen sie nur wenig ausgedehnt ist. Ich

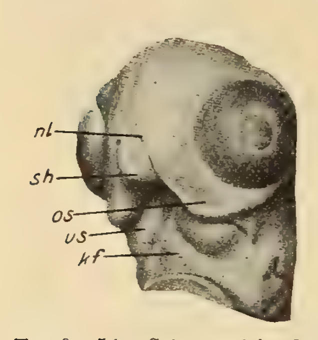
[1] Leider nennt dies Thäter bloß nicht.

benütze für heute dazu die 2 *Emys*-Embryonen, deren Serien ich in Taf. XXII und XXIII meiner ersten Arbeit (Zeitschr. f. Morphol. und Anthropol., Bd. 10, 1907) abgebildet habe, und weiter unten (nach p. 208) noch einmal wiedergebe. Beide Embryonen sind an Größe und Entwicklungsgrad nur wenig verschieden.

Bei dem jüngeren der beiden (siehe unten Fig. 70—105, nach p. 208) beträgt die Länge des ganzen Nasenschlauches, vom äußersten vorderen Ende des äußeren Nasenloches bis zum äußersten hinteren Ende der Choane (wobei ich mich von der sicheren Bestimmung des Sinnesepithels leiten lasse), 510 μ (34 Schnitte von je 15 μ Dicke). Davon entfallen: auf die Gaumenbrücke (d. h. die Stelle der gegenseitigen Verbindung und Verwachsung des lateralen und medialen Nasenfortsatzes, l. n. und m. n.) 225, die Choane (pr. Ch.) 150, das äußere Nasenloch (ä. N. ö.) 135 μ. — Bei dem zweiten Embryo (Textfig. 106—140, nach p. 208) ist der ganze Nasenschlauch 560 μ (32 Schnitte von je 20 μ Dicke) lang (also nur um 50 μ länger als beim ersten). Davon entfallen: auf die Gaumenbrücke (pr. G. und s. G.) 380 μ (also 155 mehr als früher), die Choane (Ch.) 80 (also 70 weniger als früher), das äußere Nasenloch (ä. N. ö.) 100 (35 weniger als früher). Aus diesen Zahlen geht doch unmittelbar hervor, daß die Gaumenbrücke sich nicht etwa nur durch eigenes Wachstum vergrößert hat, sondern vor allem auf Kosten der beiden Öffnungen, vor allem aber der Choane. Denn bei einem allgemeinen Längenwachstume des ganzen Nasenschlauches um nur 50 μ hat die Gaumenbrücke um 155 μ zugenommen, die Choane aber um 70 und das äußere Nasenloch um 35 abgenommen ($50 + 70 + 35 = 155$). An dieser Zunahme der Gaumenbrücke ist aber der Oberkieferfortsatz beteiligt und die dieser Beteiligung entsprechende Strecke ist es, welche ich, aus den angegebenen Gründen, nicht mehr zum primitiven Gaumen der Reptilien rechne.

So steht also die Darstellung Thäter's meinen Angaben und Ansichten gar nicht entgegen, sondern liefert eigentlich nur eine Bestätigung derselben.

Allerdings schwächt dann Thäter, an einer andern Stelle, seine Angaben wieder etwas ab, indem er, mit Dohrer (siehe a. a. O.), mehr zur Annahme neigt, daß zunächst nur eine ganz schmale Gaumenbrücke (im vorderen Bereiche der Nasenfurchen) gebildet würde, und zwar durch Verwachsung der Nasenrinnenränder (also der Nasenfortsätze); daß aber dann diese Brücke ausschließlich durch eigenes Längenwachstum sich vergrößere, nicht aber durch neue, caudalwärts fortschreitende Verwachsung der Choanenränder. Doch fällt dies kaum ins Gewicht: es ist nur eine Annahme, keine Beobachtung; und Thäter sagt jetzt selbst, daß die Richtigkeit dieser Annahme aus seinen Modellen nicht zu erweisen sei. Das ist aber dasjenige, was ich ihm schon früher gesagt habe. — Dementgegen bin ich nun der Ansicht, daß Thäter's Modelle die Richtigkeit meiner Ansicht und Auffassung dartun; denn es ist im soeben gewordenen fertigen Zustande des ganzen Gaumens auf jeder Seite zunächst noch eine auf der Oberfläche, von dem äußeren Nasenloche bis zur Choane, verlaufende Rinne (Textfig. 54, p. 202) vorhanden, so wie ich dies bereits früher angegeben habe; eine Rinne, welche sich jetzt also über den ganzen Gaumen erstreckt, früher aber natürlich nur auf dem zuerst entstandenen, und zwar durch Verwachsung entstandenen Brückenteile (dem, was ich primitiven Gaumen nenne) gewesen ist. Daß sie auf dem letzteren als vorläufiger Rest der stattgehabten Verwachsung erscheint und zu deuten ist, wird selbst von Thäter nicht bestritten, ja sogar hervorgehoben. Dann hat sie aber, nach meiner Auffassung, auch die gleiche Herkunft und Bedeutung in den übrigen Teilen (den caudalen) der späteren größeren Brücke. Daß Thäter (und mit ihm Dohrer) dies nicht anerkennen und zugeben will, ist mir unbegreiflich[1]. Immerhin gibt er jetzt wenigstens so viel zu, daß es sich bei ihm nur um eine Annahme handele, zu welcher er hinneige, welche er aber an seinen Modellen nicht beweisen könne. — Und wenn endlich Thäter sagt (p. 711): „So viel aber steht für mich fest, daß der embryonale Verwachsungsprozeß lediglich in dieser Embryonalperiode stattfindet" (bei Embryonen von 8,0—8,6 mm Sstl d. Ref.), so ist das kein Argument gegen mich und steht durchaus mit meinen Angaben in Einklang: denn, wie ein aufmerksames Lesen meiner Arbeiten ergibt, handelt es sich auch bei mir ausschließlich um jüngere Embryonen, für welche ich die fortschreitende Verwachsung angebe, Embryonen, welche gewiß nicht auf fortgeschrittenerer Embryonalstufe stehen als die Thäter'schen.



Textfig. 54. Seitenansicht des Gesichtsmodelles (Vergrößerung 17:1) eines Embryos der *Chelydra serpentina* von 8,6 mm Scheitelsteißlänge. Nach Dohrer (1912, Tafel XX, Fig. 17). *nl* = Nasenloch. Die übrigen Bezeichnungen wie in Textfigur 52.

So wird auf alle Fälle durch die jetzige Thäter'sche Darstellung die meinige eher unterstüzt als angefochten, auf keinen Fall aber widerlegt; ganz besonders nicht für *Chelone*.

Ich habe jetzt noch kurz auf Thäter's Kritik über die von mir abgebildeten Serienschnitte und Embryonalstufen einzugehen. Diese Kritisierung hat er sich denn doch wohl etwas zu leicht gemacht.

Thäter sagt ganz richtig (p. 711), daß der jüngste von mir abgebildete Embryo (*Chelone* mit 3,6 mm Msl) noch keine Choanengänge habe, sagt dann aber weiter, daß derselbe also nicht beweisen könne, daß dieselben später durch Verwachsung der Choanen entstehen werden. Ganz abgesehen davon, daß mir das natürlich auch klar war, weshalb ich den Beweis durch Vergleichung dreier, verschieden alter Stufen zu bringen versucht habe, so vergißt Thäter bei dieser Art Kritik doch einiges: vor allem, daß dieser junge Embryo aber bereits einen primitiven Gaumen hat (dessen caudales Ende ich, in einem Schnitte [Fig. 28, p. 626,

[1] So sagt Dohrer darüber (p. 696), daß man nur an einer kleinen Stelle eine Verwachsung und dadurch das Zustandekommen einer Brücke anzunehmen brauche. „Diese kann durch starkes Wachstum die verhältnismäßig breite Strecke erzeugen, die am Modell (siehe Fig. 54, p. 202, der Ref.) durch eine leichte Oberflächenkerbe ausgezeichnet ist. Es liegt gar kein Zwang in den bisher beobachteten Tatsachen zu der Annahme, daß die ganze Länge dieser Furche einer Verwachsungsnaht entspreche; denn man kann sich mit dem gleichen Rechte vorstellen, daß die kleinen . . . enstandenen Brücken eine kleine Oberflächenkerbe besaßen, welche bei dem Längenwachstum zunächst nicht verwischt, sondern ausgedehnt wurde." Ich glaube, das dürfte die letzte und unwahrscheinlichste Annahme sein, welche man machen könnte.

Anatom. Anz., Bd. 38, 1911], abgebildet habe), und daß dieser primitive Gaumen caudalwärts bis zum caudalen Ende der späteren Riechregion des Nasenschlauches reicht. Daraus folgt doch folgendes unmittelbar: da die Choanengänge auf dieser Stufe überhaupt noch fehlen, dieselben aber später, vom caudalen Ende der Riechregionen an der ventralen Ecke abgehend und schräg caudalwärts verlaufend, zwischen die Vorderränder der Choanen und die Riechsäcke in orocaudaler Richtung eingeschaltet sind, jetzt aber die Riechregion und unter ihr der primitive Gaumen selbst (ohne Einschiebung eines Choanenganges) bis an die Choane heranreicht, so kann jeder (erst später entstehende) Choanengang doch nur aus einem Teile der betreffenden Choane, und zwar dem vorderen, vorher unmittelbar der Riechregion angeschlossenen, hervorgehen. Denn: wäre dies nicht der Fall, würden die Choanengänge, wie es Thäter annimmt (aber nicht bewiesen und nicht beobachtet hat), nur dem Längenwachstume der Riechsäcke selbst und deren sekundärer Gliederung in Riechregion und Choanengang ihre Entstehung verdanken, so müßten dieselben ja irgendwie sekundär in die Choanen durchbrechen, da die letzteren ja auf jüngerer Stufe, auf welchen die Choanengänge noch nicht vorhanden sind, an die Riechregion selbst angeschlossen, die Choanengänge aber später zwischen Riechregion und Choane, in orocaudaler Richtung, eingeschoben sind. Davon ist aber nun gar keine Rede, und auch Thäter teilt nicht die Spur einer dahingehenden Beobachtung mit. So kann also jeder Choanengang nur aus den vorderen Teilen der zugehörigen Choanenspalte hervorgegangen sein, wie dies aus meinen früher mitgeteilten Beobachtungen (Anatom Anz., Bd. 38, 1911), m. E. mit zwingender Notwendigkeit und Sicherheit, hervorgeht.

Wenn dann weiterhin Thäter, bezüglich des zweiten von mir, in Schnittserien, abgebildeten Embryos (4,5 mm Msl), sagt, daß die von mir hier als epitheliale Verklebung der Choanenränder zum Zwecke der gegenseitigen Verwachsung gedeuteten Verhältnisse als Schrägschnitte durch den vorderen (mit Epithel ausgekleideten) Choanenrand zu deuten seien, so gebe ich ihm ohne weiteres zu, daß er damit, in gewissem Sinne, recht hat. Allein das wußte auch ich und beweißt nichts gegen meine Ansicht und Deutung. Nämlich: Thäter vergißt dabei ganz (hervorzuheben), daß ich (p. 631, Anatom. Anz., Bd. 38) ausdrücklich angegeben habe, daß vor, nach vorn von dieser Stelle in der Serie noch deutlich die Spuren des Mesodermdurchbruches zu erkennen sind. Daraus ist aber die Art und Weise der Verwachsung sofort zu erkennen: in dem Maße, in welchem, nach der Bildung der ersten, primitiven Gaumenbrücke, die epitheliale Verklebung caudalwärts fortschreitet, bricht unmittelbar rückwärts davon, also an den oralwärts gelegenen Stellen, sofort das Mesoderm hindurch, so daß nur jeweils kurz vor dem vorderen Choanenrande die epitheliale Verklebung zu beobachten ist. Daher denn auch der ganze Vorgang nur auf topographischem Wege erkannt werden kann, durch Vergleichung bestimmter topographischer Punkte und Verhältnisse in den verschiedenen Embryonalstufen; wie ich es getan habe. Und die Beweiskraft der so von mir benützten topographischen Verhältnisse halte ich gegen Thäter durchaus aufrecht; wird übrigens von Thäter auch gar nicht widerlegt, ja nicht einmal zu widerlegen versucht. Thäter gibt nur einfach folgende, da ihr jede Begründung fehlt, gewiß nur belanglose Erklärung ab: „Den schlagenden Wert der topographischen Beziehungen der sog. Choanenpapille und des Ursprunges des Musc. obliquus inferior zur Choane, überhaupt die Identifizierung der abgebildeten Stellen aus verschiedenen Schnittserien stelle ich ebenfalls in Abrede.“ — Zunächst habe ich hier, bei *Chelone*, nicht von „Choanenpapille“ gesprochen. Sodann spielen derartige Bildungen aber, soweit ich urteile, gerade in Arbeiten aus Fleischmann's Schule keine geringe topographische Rolle, z. B. die Choanenpapille der Säuger in Beecker's Arbeit (Morpholog. Jahrb., Bd. 31, 1903)[1]. Warum also mit solch verschiedenem Maße messen? — Was nun aber vollends die Bestreitung, daß die von mir für die verschiedenen Embryonen abgebildeten Schnitte an den gleichen Stellen lägen, anbelangt, so hat sich Thäter leider nicht einmal die Mühe genommen, irgend eine Begründung dieser Behauptung anzuführen. Und doch wäre dies die Hauptsache gewesen; denn so, ohne Begründung, ist und bleibt es eine leere Demonstration. Freilich: meinen Schnittbildern kann Thäter gewiß keine Begründung dieser Behauptung entnehmen; wie ich denn selbstverständlich besonders darauf geachtet habe, Schnitte aus möglichst identischen Stellen abzubilden, was übrigens den abgebildeten Schnitten, welche alle in der vorderen Augengegend gelegen und alle in gleicher Richtung geführt sind, ohne weiteres zu entnehmen ist. Um so interessanter wäre es gewesen, von Thäter eine Begründung jener Behauptung zu erfahren. Sollte am Ende Thäter mit den entwicklungsgeschichtlichen Vorgängen und der Topographie überhaupt nicht genügend vertraut sein? Fast möchte ich dies vermuten.

Jener von mir für den vorderen Teil der Choanen der Schildkröten, im Bereiche der Oberkieferfortsätze, angegebene Verwachsungsprozeß gleicht also im wesentlichen durchaus demjenigen, welcher bei der Bildung des Riechsackes und des äußeren Nasenloches der Mammalia ditremata an den Rändern der Nasengrube statthat, wie dies von Hochstetter (1891 u. 1892), Keibel (1893), und Peter (1906, p. 51 und 52) dargetan worden ist. Es liegt ein gewisser Trost für mich darin, daß auch dieser Verwachsungsvorgang, obwohl er durch Peter (1906, p. 52) zahlenmäßig erhärtet worden ist, von der Fleischmann'schen Schule (und zwar von Pohlmann, Morpholog. Jahrb., Bd. 41, 1910) bestritten wird; worauf inzwischen durch Peter bereits die Antwort erteilt ist (Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, 1911, Bd. 20, p. 79—81). Auch auf die Kritik von Frets sei verwiesen (Morpholog. Jahrb. Bd. 44)[2].

So finde ich also, alles überblickend, daß Thäter's Angaben und Beobachtungen den meinigen nicht entgegen sind, daß vielmehr meine Ansichten durch Thäter's Darlegungen zumeist direkt unterstützt werden. Und es steht vielleicht zu hoffen, daß Thäter, wie er seinen Irrtum über die Vorgänge bei *Tropidonotus* eingesehen zu haben scheint und deshalb über dieses Tier jetzt kein Wort mehr zu sagen hat, so auch mit der Zeit für die Schildkröten seinen Irrtum erkennt. Das wäre um so er-

[1] So sagt Beecker (p. 611): „Ich fasse die Choanenpapille als eine sichere Grenzmarke des Choanenvorderrandes auf und bestimme mit ihr die homologe Stelle bei älteren Embryonen.“

[2] Dagegen muß ich Thäter zugeben, daß auf p. 630 meiner Arbeit aus 1911 (Anatom. Anz., Bd. 38) zwei meiner Schnittabbildungen falsch numeriert sind; nämlich die beiden Figuren mit den Nummern 45 und 46; und zwar muß die mit 46 numerierte Figur die Nummer 45 bekommen, und umgekehrt. Es ist die falsche Numerierung durch ein Versehen beim Drucke geschehen, welches ich dann bei der Korrektur übersehen habe.

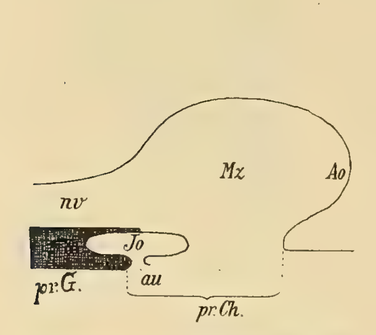
freulicher, als dann das Gemeinsame unserer Ergebnisse, nämlich daß es bei den Schildkröten und Schlangen keinen sekundären Gaumen im Sinne der Säugetiere gibt, um so klarer hervorträte. Freilich hätte dann Thäter's Arbeit in dieser Hinsicht nur eine Bestätigung meiner (und, für *Tropidonotus*, auch Born's), den seinigen vorausgegangenen Untersuchungen geliefert, während von seinen sonstigen Ergebnissen so gut wie nichts übrig geblieben wäre.

Auf alle Fälle bleibt die von mir für *Tropidonotus* und Schildkröten (für erstere in Übereinstimmung mit Born) angegebene, von Thäter bestrittene Verwachsung im Bereiche der vorderen Teile der Choanen bestehen, so gut wie die ähnliche, aber nicht ganz gleiche, gleichfalls von Born (1879) und mir (Zeitschr. f. Morpholog. und Anthropolog., Bd. 11, 1908) angegebene, von Thäter aber (1910) bestrittene Verwachsung bei manchen Sauriern, oder wie die von Pohlmann (1910) bestrittene Verwachsung im Gebiete der Nasengrubenränder der Embryonen der Mammalia ditremata, und endlich wie die gleichfalls von Pohlmann (Morpholog. Jahrb., Bd. 41, 1910) bestrittene Tatsache, daß die Gaumenfalten der Säugerembryonen, wie dies Dursy und His zuerst erkannt und begründet haben, die Anlagen und Grundlage des sekundären Gaumens der Säugetiere darstellen; in dieser letzten Hinsicht verweise ich auf meine Kritik der Pohlmann'schen Angaben (in Anatom. Anz., 1911, Bd. 38, p. 636 und 637), sowie auf die Arbeiten Frets' (Morpholog. Jahrb., Bd. 44, p. 409—463) und Jnouyes (Anatom. Hefte, 1912, 138. Heft, 46. Bd., Heft 1).

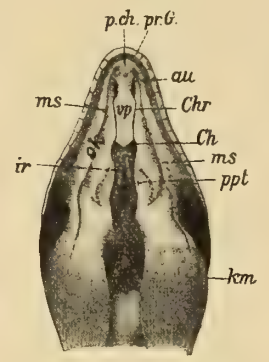
Ich möchte nun hier den früheren Beweisen (1911, Anat. Anz., Bd. 38, p. 624—636) für die Richtigkeit meiner Ansicht und Angabe, daß die Choanengänge der Schildkröten, insbesondere der *Chelone*, aus dem Gebiete der Choanenspalten (und eventuell noch der diese caudalwärts fortsetzenden Rinnen am Munddache) jüngerer Embryonen hervorgehen, und zwar durch Verwachsung der Ränder der Spalten in orocaudaler Richtung im Anschlusse an den vorher gebildeten primitiven (oder prämaxillären) Gaumen, noch weitere Stützen hinzufügen.

Zunächst eine vergleichend-anatomische Tatsache.

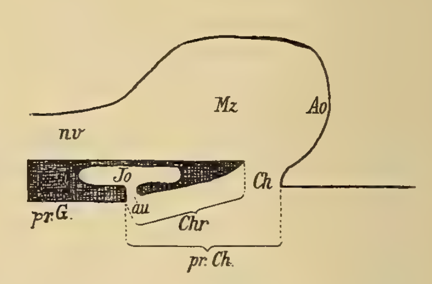
Bei *Hatteria*, welcher, nach meiner Darstellung und Auffassung (1908, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol.), unter allen lebenden Amnioten in diesem Punkte die primitivsten Verhältnisse zukommen, beginnt (Textfig. 43, p. 182, und 55, p. 204) die



Textfigur 55. Schematischer Längsschnitt durch die Nasenhöhle der erwachsenen *Hatteria punctata*. *Ao* = Antorbitalraum der Nasenhöhle. *au* = Ausmündung des Jacobson'schen Organes. *Jo* = Jacobson'sches Organ. *Mz* = Muschelzone der Nasenhöhle. *nv* = Nasenvorhof. *pr. Ch.* = primitive Choane. *pr. G.* = primitiver Gaumen.



Textfig. 56. Mund- und Rachendach einer erwachsenen *Lacerta agilis*. Doppelte natürliche Größe. *au* = Ausmündung des Jacobson'schen Organes. *Ch* = Choane. *Chr* = Choanenrinne. *ir* = Interorbitalrinne. *km* = Kaumuskeln. *ms* = mediale Seitenfalte des Oberkiefers. *ok* = Oberkiefer. *p. ch.* = papilla choanalis (palatina). *pr. G.* = primitiver Gaumen. *ppt* = Pterygopalatinkante. *vp* = Vomerpolster.



Textfig. 57. Schematischer Längsschnitt durch die Nasenhöhle der erwachsenen *Lacerta agilis*. *Chr* = Choanenrinne. Die übrigen Bezeichnungen wie in Textfigur 55 (p. 204).

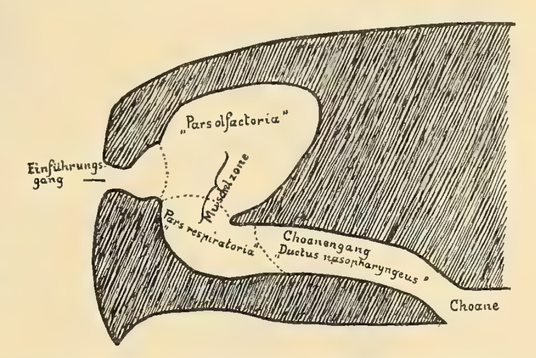
Choanenspalte unmittelbar hinter dem primitiven (prämaxillären) Gaumen, erstreckt sich über die ganze Muschelzone der Nasenhöhle, d. h. über den die Concha bergenden Teil des Cavum nasi proprium, welcher den weitaus größten Teil des letzteren ausmacht (Textfig. 55, p. 204), und hat in ihrer ganzen Länge an allen Stellen nach oben hin offenen Zugang zur Nasenhöhle, und zwar zur Muschelzone derselben. Es liegt also die Choanenspalte durchaus in ganzer Länge im Bereiche des Cavum nasi proprium, insbesondere der Muschelzone (Textfig. 55, p. 204).

Bei den Sauriern ist es auf frühembryonaler Stufe im Prinzipe noch ebenso. Bei manchen (*Uromastix acanthinurus*) bleibt es auch dauernd so. Bei anderen Formen (*Lacerta*) aber wird später der vordere, an den primitiven Gaumen anschließende, und, wie bei *Hatteria*, die Ausmündung des Jacobson'schen Organes aufnehmende Teil der Spalte, durch Verwachsungsvorgänge zur Choanenrinne umgestaltet (Textfig. 56 u. 57, p. 204), jedoch ohne daß dabei der epithelialen Ausdehnung der ursprünglichen Spalte Eintrag geschähe (das Nähere ist aus meiner angeführten Arbeit aus 1908 zu ersehen). Nur ihr unmittelbarer Zugang nach oben in die Muschelzone der Nasenhöhle wird in diesem vorderen Teile zerstört. Bei *Hatteria* sowohl wie bei *Lacerta* mündet das Jacobson'sche Organ unmittelbar caudal hinter dem primitiven Gaumen nach unten in die Mundhöhle aus. Bei *Hatteria* geschieht dies, nach dem Gesagten, in die nach oben offene Choanenspalte, und zwar in deren allervordersten Abschnitt, bei *Lacerta* aber, im erwachsenen Zustande, in den vordersten Abschnitt der Choanenrinne; beim jungen Embryo der

Lacerta jedoch noch, wie bei *Hatteria*, im Bereiche der Choanenspalte, eben weil beim Embryo auf früher Stufe deren vorderer Teil noch nicht zur Choanenrinne umgestaltet ist. — Wie ich (1908 und 1911, Anatom. Anz., Bd. 38) gezeigt habe, schließt sich *Tropidonotus* in seiner Entwicklung direkt an die Saurierverhältnisse an, über welche diese Schlange dann noch hinausgeht.

Eines der wichtigsten Merkmale der *Hatteria* und *Lacerta* (wie überhaupt wohl der meisten Saurier) ist also, daß die Choanenspalte bezw. Choanenrinne und Choane, gleich hinter dem primitiven (prämaxillären) Gaumen beginnt und sich über die ganze Muschelzone, in sagittaler oder schrägorocaudaler Richtung erstreckt, also ausschließlich, oder zum mindesten doch in der Hauptsache, im Bereiche der Muschelzone, also des Hauptteiles des Cavum nasi proprium, liegt, so daß das caudale Ende der Choane ungefähr mit der Ebene des caudalen Endes der Muschelzone zusammenfällt. Es liegt also die Choane sehr weit vorn, durchaus im Bereiche der Haupthöhle der Nasenhöhle.

Bei den Schildkröten ist dies ganz anders (Textfig. 58, p. 205). Im fertigen Zustande ist im Bereiche der Haupthöhle der Nasenhöhle, im Bereiche der Muschelzone, überhaupt nichts von der Choane, oder gar Choanenspalte, zu sehen: die definitive Choane liegt nicht einmal mehr am caudalen Ende der Muschelzone, sondern weit caudal von demselben weg; zwischen ihr und der Muschelzone (Cavum nasi proprium) ist der, in den einzelnen Arten verschieden lange Choanengang eingeschaltet. Die definitive Choane liegt also ganz außerhalb des Bereiches des Cavum nasi proprium, insbesondere der Muschelzone, weit caudal von derselben, während sie bei *Hatteria* und den Sauriern durchaus im Bereiche der Muschelzone gelegen ist und sich nahezu oder vollständig über die ganze Länge derselben, vom vorderen bis zum hinteren Ende, erstreckt. Daß hier ein außerordentlicher Unterschied zwischen den Schildkröten einerseits und den Rhynchocephalen und Lacertiliern andererseits vorliegt, kann wohl niemand verkennen; und ebensowenig die Tatsache, daß in diesem Punkte die Schildkröten zweifellos nicht die primitive, ursprüngliche, sondern die fortgeschrittene, spezialisierte Stufe vertreten. Die Sache wird um so bedeutungsvoller, wenn man weiß, daß es in der Ontogenese der Schildkröten, nach der Bildung des primitiven Gaumens, vorübergehend eine Stufe gibt, auf welcher die Choane, als ein länglich spaltenförmiger Schlitz, mit ihrem vorderen Teile, also wenigstens teilweise, im Gebiete der Anlage des Cavum nasi proprium und der Muschelzone liegt und dann erst allmählich caudalwärts verlagert wird, wie das nicht bloß ich schon früher angegeben habe, sondern auch aus Seydel's (1896) Darstellung hervorgeht, worauf ich noch zurückkomme. Hier, beim jungen Embryo, liegen also noch unmittelbare Anklänge an die *Hatteria*-Verhältnisse vor, wenigstens für denjenigen, welcher die Sache nicht verkennen will.



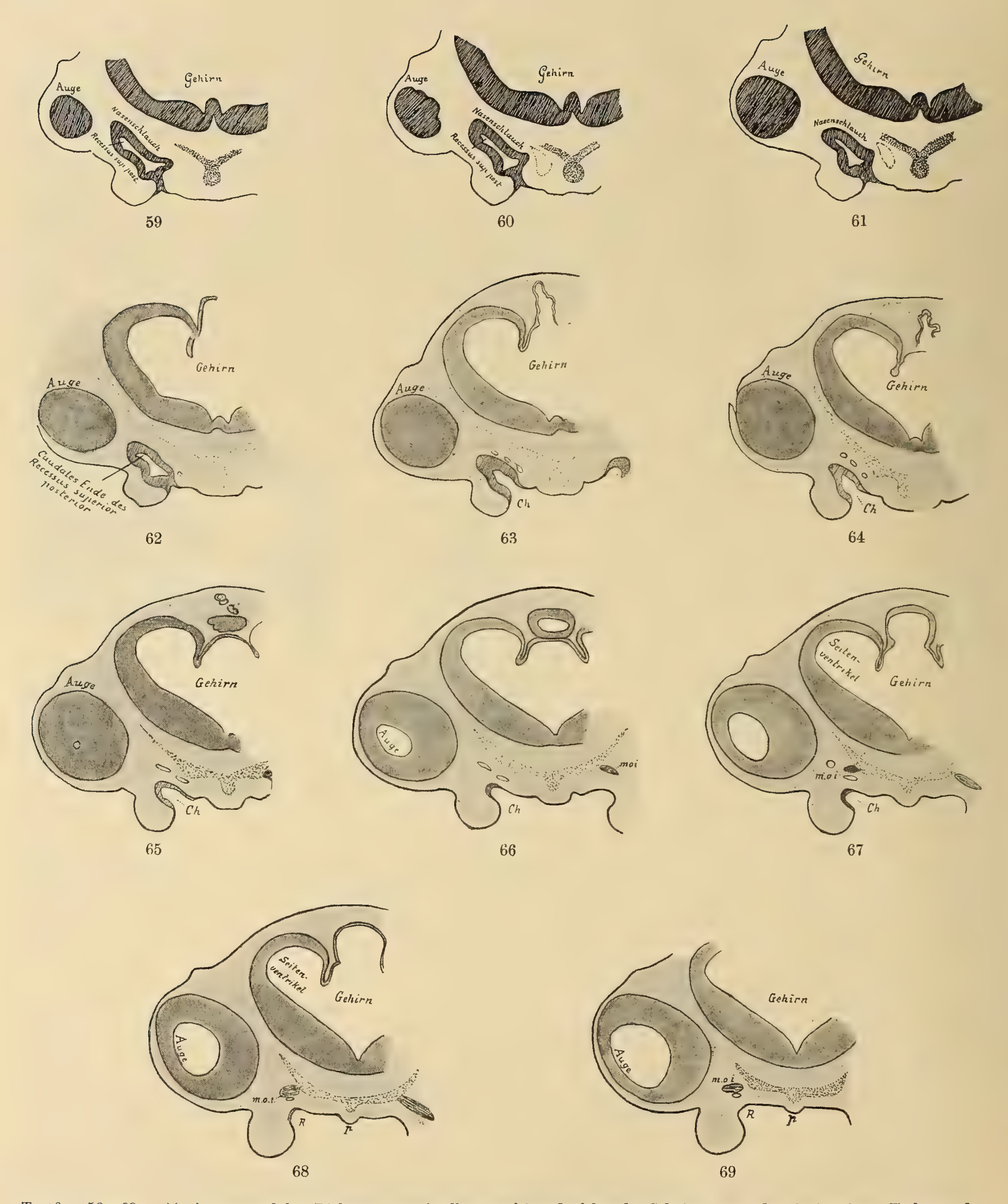
Textfig. 58. Schema der Nasenhöhle einer Schildkröte. Zugrunde gelegt sind die Verhältnisse der *Testudo graeca*, unter Benützung einer Figur Seydel's (1896, p. 394, Fig. 3 b). Die punktierten Linien geben die Grenzen der 4 von Seydel unterschiedenen Räume an. Mit den Seydelschen Bezeichnungen in Gänsefüßchen.

Wer sich nun nicht, wie es Fleischmann und seine Schüler in solchen Fällen im wesentlichen tun, darauf beschränkt, Unterschiede zwischen den Tieren festzustellen, sondern das Bestreben hat, diese Unterschiede, ebenso wie das Gemeinsame, genetisch zu erklären, sich also die Frage zur Beantwortung vorzulegen, wie es zu diesen Unterschieden gekommen sein möge, und dabei überzeugt ist, daß für den Naturforscher nur eine natürliche Erklärung wirklich eine Erklärung ist, der wird von selbst auf den Weg der phylogenetischen Betrachtung geführt. Denn die rein physiologische Betrachtung gibt uns nur zur Antwort, daß das morphologische Substrat den erforderten Leistungen aufs genaueste angepaßt ist, welches, allgemein genommen, selbstverständlich ist; sie allein sagt uns aber nicht, warum, wie und wodurch das alles so geworden ist, was wir da an gemeinsamer und verschiedener Organisation bei den verschiedenen Formen finden. Dazu bedarf die physiologische Betrachtung der Ergänzung durch die genetische Betrachtungsweise. Diese schöpft ihre Mittel bekanntlich aus der vergleichenden Ontogenie, vergleichenden Anatomie und Paläontologie; wobei die letztere in der Hauptsache nur für das Skelett in Betracht kommt.

So werden wir also auch hier auf den Weg der Vergleichung, der vergleichenden Ontogenie und vergleichenden Anatomie, verwiesen, mit dem Hintergedanken einer phylogenetischen Erklärung.

Soweit die vergleichende Anatomie in Betracht kommt, habe ich vorhin schon einige Hauptpunkte genannt und besprochen. Ich glaube, schon das dort Gesagte würde es für die meisten Forscher sehr wahrscheinlich machen, daß bei den Schildkröten in der Tat eine sekundäre Verlagerung der Choanenöffnung in caudaler Richtung stattgefunden hat; und auch die Art und Weise dieser Verlagerung würde man sich nach der gegebenen Vergleichung theoretisch zurechtlegen können: zweifellos würde man sich dieselbe am ersten als durch streckenweise Verwachsung der Ränder der ursprünglich, wie bei *Hatteria* heute noch, sehr langen Choanenspalten erfolgt vorstellen. Immerhin kann die Tatsächlichkeit dieses Modus nur durch unmittelbare Beobachtung dargetan werden; und die Möglichkeit dieser erforderlichen Beobachtung könnte uns von vornherein nur die Ontogenese bieten.

Ehe ich nun noch einmal auf die Ontogenese der Choanenspalten und des Gaumens eingehe, möchte ich aus der vergleichenden Anatomie noch eine weitere Stütze für meine Ansicht anführen, und zwar einen oben näher besprochenen Punkt. Ich habe bei der Beschreibung des Ethmoidalskelettes angegeben, daß bei jüngeren *Chelone*-Embryonen sowohl im Boden der knorpeligen Nasenkapsel eine lange, schlitzförmige, knorpelfreie Zone besteht, welche, nach vorn nahezu bis zur Lamina transversalis anterior reichend (Textfig. 35—29, p. 158/157), der langen Choanenincisur der *Hatteria* entspricht, als auch zwischen den Deckknochen des Gaumens (Fig. 3 auf Taf. 3) ein am caudalen Rande des Prämaxillare beginnender Spalt, welcher wiederum, unter gewissen Bedingungen, der Choanenlücke des knöchernen Schädels der *Hatteria* verglichen werden darf. Wir finden also



Textfig. 59—69. 11, in orocaudaler Richtung unmittelbar aufeinanderfolgende Schnitte aus der Serie eines Embryos der *Chelone imbricata* mit 3,6 mm Mittelhirnhöcker-Schnauzenspitzenlänge (Msl); aus dem Bereiche des hinteren Teiles des epithelialen Nasenschlauches und der Choane (*Ch*). *Ch* = Choane. *m.o.i* = musculus oculi obliquus inferior. *p* = Papille. *R* = Rinne, welche die Choane am Munddache caudalwärts fortsetzt.

hier bei *Chelone* embryonale, vorübergehende Zustände, welche an Dauereinrichtungen der *Hatteria* erinnern. Bei der *Hatteria* stehen diese beiden Dauerzustände des Skelettes im Dienste der Choanenspalte, und sind unmittelbar die Folge von deren langer Ausdehnung und Lage im Bereiche des Cavum nasi proprium. Nun liegen beim *Chelone*-Embryo die beiden in Rede stehenden Skelettspalten ebenfalls im Bereiche des Cavum nasi proprium (und zwar die Spalte des Knorpelskelettes entsprechend der ganzen sagittalen Ausdehnung desselben, Textfig. 29—36, p. 157—159, die Spalte zwischen den Deckknochen nur im Bereiche des caudalen Teiles der Haupthöhle, aber gerade im Bereiche des die Muschel bergenden Teiles, also der Muschelzone, Textfig. 33—36, p. 158—159): daraus dürfen wir, in Erinnerung an die Verhältnisse der *Hatteria*, schließen, oder schließe wenigstens ich, daß auch in der Aszendenz der *Chelone* einmal den betreffenden Skelettspalten eine ähnliche Bedeutung zukam, wie heute noch bei *Hatteria*, d. h. daß sie im Dienste der Choanen standen, und weiter, daß diese Choanenspalten der *Chelone*-Aszendenz einmal im Bereiche des Cavum nasi proprium, vor allem der Muschelzone, gelegen haben, wie heute noch bei *Hatteria*, und wie heute noch die betreffenden Spalten im Skelette des *Chelone*-Embryos auf früher Stufe.

Ich komme nun zur Entwicklungsgeschichte.

Ich habe früher schon darüber gehandelt (1907, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 10, ausführlicher 1911, Anatom. Anz., Bd. 38) und verweise auf das dort Gesagte. Ich knüpfe hier an diese Ausführungen unmittelbar an und beschränke mich auf wenige Punkte, und zwar solche, welche sich zwar aus meiner früheren Darstellung eigentlich von selbst ergeben können, indessen damals nicht besonders genannt wurden; jedoch durch besondere Betonung, namentlich unter der damals unterbliebenen speziellen Benennung der in Betracht kommenden Teile der Nasenhöhle, die Richtigkeit meiner früheren Darstellung und theoretischen Auffassung wesentlich zu erhärten geeignet sind.

Zunächst bemerke ich, daß ich von meinen sämtlichen früheren Angaben, trotz Thäter's Einwänden, nicht das geringste zurückzunehmen habe.

Ich beziehe mich heute in erster Linie auf die 1911 (Anat. Anz., Bd. 38) beschriebenen Stufen und benütze auch einen Teil der bereits damals gegebenen Abbildungen, mit dem einzigen Unterschiede, daß ich den Abbildungen aus der Serie der dort besprochenen jüngsten Stufe (Embryo mit 3,6 mm Msl) noch 3 weitere aus der gleichen Serie hinzufüge. Nebenher werde ich auch meine Angaben und Abbildungen aus 1907 (Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 10, Taf. 22 u. 23) heranziehen.

Die 11 in den Textfiguren 59—69 (p. 206) abgebildeten Schnitte gehören zu der Serie des (bereits 1911 beschriebenen) *Chelone*-Embryos mit 3,6 mm Msl, folgen in der Serie, in orocaudaler Richtung entsprechend ihren Nummern, unmittelbar aufeinander, und gehören dem Gebiete des caudalen Teiles des Cavum nasi proprium (59—62, p. 206), der Choane (Textfig. 63—67, p. 206) und der die letztere caudalwärts fortsetzenden Rinne der Mundhöhlendecke (Textfig. 68 u. 69, p. 206, R) an.

In 59 und 60 sehen wir, im oberen Teile des quergeschnittenen Nasenschlauches, den caudalen Teil der Anlage des Recessus superior posterior („Regio olfactoria" nach Gegenbaur und Nick). Daß es sich wirklich um diesen Teil handelt, wird durch die Nervenversorgung mit Sicherheit erwiesen: es geht der laterale Olfactoriusast zu diesem Abschnitte (der Nervenstamm ist in einigen davor gelegenen Schnitten getroffen). In 61 und 62 wird dann der Nasenschlauch niedriger, weil die caudalwärts nach unten abfallende Anlage des Recessus superior posterior hier ihr caudales Ende findet, welches wir also in 62 vor uns haben. Bereits in dem unmittelbar darauf folgenden Schnitte (63) liegt das vordere Ende der Choanenöffnung, um sich durch 5 Schnitte (zusammen 150 μ) caudalwärts zu erstrecken (Textfig. 63—67) und dann (Textfig. 68 und 69) in die Rinne (R) der Mundhöhlendecke überzugehen. Der nach unten offene Teil der Nasenhöhle in 63 und 64 ist der caudale Teil der Anlage der „Regio respiratoria" bezw. der Cella media meiner Nomenklatur.

Es beginnt also auf dieser Stufe der *Chelone*-Entwicklung die Choanenspalte in der gleichen Ebene, in welcher das caudale Ende der Anlage des Recessus superior posterior („Regio olfactoria") gelegen ist. Von einem Choanengange ist überhaupt noch nichts vorhanden, sondern es mündet der caudale Teil der Anlage des Recessus superior posterior in den Anfang der Choanenspalte direkt ein (vergl. Textfig. 61—63, p. 206); d. h. es liegt auf dieser Stufe der vordere Teil der Choanenspalte durchaus noch im Bereiche der Anlage des Cavum nasi proprium, insbesondere der Muschelzone. Das ist ein Verhältnis, welches vom definitiven Zustande noch weit entfernt ist. Denn: im definitiven Zustande ist zwischen die Ausmündung des Recessus superior posterior („Regio olfactoria") und die jetzt etwas weiter zurückliegende Ebene des caudalen Endes desselben einerseits und die Choane andererseits ein langer Choanengang eingeschoben; an dessen Stelle also auf der in Rede stehenden jungen Embryonalstufe die primitive Choanenspalte und, in Fortsetzung derselben, die Rinne der Mundhöhlendecke liegen.

Die Verhältnisse dieser jungen Embryonalstufe werden aber nun durch folgendes noch bemerkenswerter: im Bereiche des caudalen Teiles der Anlage des Recessus superior posterior („Regio olfactoria"), also des Cavum nasi proprium überhaupt, ist erst eine epitheliale Verklebung der unteren Ränder der Nasenhöhle, also ein epithelialer Boden, welcher das Epithel der Nasenhöhle mit demjenigen der Mundhöhle verbindet, vorhanden, während hier später eine Mesodermbrücke liegt, wie es in den vor Textfig. 59 (p. 206), welche das vordere Ende der Epithelbrücke zeigt, gelegenen Schnitten bereits der Fall ist. Daß es sich hier nicht etwa einfach nur um den epithelialen Vorderrand der Choanenspalte handelt, sondern wirklich um eine zum Zwecke der Verwachsung erfolgte epitheliale Verklebung der Nasenhöhlenränder, als erster Stufe der Verwachsung, geht auch aus der Dicke oder Höhe des Epithels und der Länge der Epithelverklebungsstrecke hervor: die letztere beträgt 120—135 μ, die Dicke (Höhe) des Epithels des Bodens der Anlage des Cavum nasi proprium nur 75 μ.

Es besteht also auf dieser jungen Stufe bereits eine Gaumenbrücke, und zwar von etwa 390 μ Länge, eine 450 μ lange Anlage des Recessus superior posterior („Regio olfactoria"), aber noch kein Choanengang; die Choane beginnt noch im Bereiche der Anlage des Cavum nasi proprium; ein Befund, der, wie wir sehen werden, mit den Ergebnissen der Seydel'schen Untersuchungen an *Chrysemys* übereinstimmt.

Ich reihe hier kurz die entsprechenden Verhältnisse der jüngsten der beiden in meiner Arbeit aus 1907 (Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 10) abgebildeten *Emys*-Serie an (Taf. 22, 1907), deren Schnitte ich hier nochmals wiedergebe (Textfig. 70—105,

nach p. 208). Diese Serie zeigt die erste Stufe der Entwicklung einer Gaumenbrücke durch epitheliale Verschmelzung der unteren Ränder der beiden Nasenfortsätze (l. n. und m. n.) etwa in dem mittleren Teile der eingesenkten Nasengrube (79—93). Caudal von dieser Gaumenbrücke liegt (94—103) also die Choanenöffnung (pr. Ch) dieser Stufe, welche in vergleichendem Sinne als „primitive Choane" zu bezeichnen ist. Nun lehrt die Serie über allen Zweifel hinaus, daß diese primitive Choane zum größten Teile (in 94—100, vielleicht sogar noch in 101 und 102) im Bereiche der Anlage des Cavum nasi proprium liegt, unter welcher sie sich mindestens 100 μ weit nach vorn erstreckt bei etwa 510 μ Gesamtlänge der ganzen, mit typischem Epithele versehenen Nasenhöhlenanlage und 150 μ Gesamtlänge der Choane. Es fehlt also auf dieser Stufe, obwohl bereits eine Gaumenbrücke (etwa 225 μ Länge) vorhanden ist, noch jegliche Spur eines Choanenganges; statt dessen eröffnet sich ein recht beträchtlicher Teil der Anlage des Cavum nasi proprium nach unten unmittelbar in die Choanenspalte hinein (vergl. 94—102). Ganz das gleiche wird sich bei der Besprechung der Seydel'schen Befunde an *Chrysemys* ergeben. Dieser *Emys*-Embryo weist also eine noch jüngere Stufe auf als der vorhin besprochene *Chelone*-Embryo (mit 3,6 mm Msl). — Hier ergibt sich nun die Frage von selbst: erinnert diese Lage des größten Teiles der Choanenspalte im Bereiche der Anlage des Cavum nasi proprium und der unmittelbare, offene Zusammenhang zwischen Choane und Cavum nasi proprium auf früher Stufe der Schildkrötenontogenese nicht unmittelbar an die (oben dargelegten) Verhältnisse der *Hatteria*, bei welcher die Choanenspalte das ganze Leben hindurch ihre Lage im Bereiche des Cavum nasi proprium, insbesondere der Muschelzone desselben, hat und dauernd die offene Kommunikation zwischen Choane und Cavum nasi proprium erhalten bleibt?

In der 1907 beschriebenen und (auf Taf. 23) abgebildeten, hier (in Textfig. 106—140, nach p. 208) ebenfalls nochmals reproduzierten zweiten Embryonalserie von *Emys* hat sich die Gaumenbrücke dann (sekundär), durch caudale Fortsetzung des gleichen Verwachsungsprozesses, durch welchen, auf der vorhergehenden jüngeren Stufe, die erste Gaumenbrücke entstanden war, unter nunmehriger Beteiligung des Oberkieferfortsatzes, caudalwärts so weit ausgedehnt, daß jetzt der vordere Abschnitt der Choane nicht mehr im Bereiche der Anlage des Cavum nasi proprium liegt, sondern die Choane erst mit der Ebene des caudalen Endes des Cavum nasi proprium beginnt. Also etwa so, wie bei dem oben beschriebenen *Chelone*-Embryo mit 3,6 mm Msl. Zu der vorher, auf der jüngeren *Emys*-Stufe gebildeten Gaumenbrücke ist also noch ein weiteres Stück Gaumenbrücke hinzugekommen, und zwar ein solches, welches unter dem caudalen Teile der Anlage des Cavum nasi proprium liegt, den Boden dieses letzteren bildend; und die Choane ist entsprechend weiter caudalwärts verlegt worden. Diese Tatsachen gehen doch wohl mit unwiderlegbarer Evidenz aus meinen hier nochmals wiedergegebenen Serienabbildungen aus 1907 hervor. Das neuhinzugekommene Stück (s. G.) der Gaumenbrücke halte ich nun, aus vergleichend embryologischen und anatomischen Gründen (*Hatteria*), für einen phylogenetisch sekundären Teil des Schildkrötengaumens. Es kann keinen berechtigten Zweifel darüber geben, daß dieses am Boden des caudalen Teiles des Cavum nasi proprium gelegene Stück ontogenetisch durch Verwachsung der Ränder des vorderen, beim jüngeren Embryo an seiner Stelle gelegen gewesenen Abschnittes der Choanenspalte entstanden ist. Ein eigentlicher Choanengang ist auch auf dieser Stufe noch nicht vorhanden.

Bei einem *Chelone*-Embryo mit 4,5 mm Msl, früher, 1911, ebenfalls verwertet und (p. 630) in Serienschnitten abgebildet, beginnt nun die Choane auch nicht mehr in der Ebene des caudalen Endes des Cavum nasi proprium, sondern es ist jetzt zwischen beide ein Choanengang eingeschoben. Derselbe ist aber noch relativ kurz, bis zum Beginne der Choanenöffnung 200—240 μ lang, gegen etwa 460 μ Länge der Anlage des Recessus superior posterior („Regio olfactoria"). Während also, gegen die Stufe des Embryos mit 3,6 mm Msl, der ganze Kopf, in der angegebenen Richtung (Mittelhirnschnauzenlänge), nur um 0,9 mm (also 900 μ), und die Anlage des Recessus superior posterior nur ganz wenig (etwa 10 μ) gewachsen ist, ist ein vorher noch nicht vorhanden gewesener Choanengang von 200—240 μ, also rund etwa $\frac{1}{4}$ der Gesamtgröße des Msl-Zuwachses einnehmender Länge entstanden. Wie ist das zu erklären?

Zunächst aber will ich noch kurz die Verhältnisse eines noch älteren, ebenfalls früher (1911) schon verwerteten *Chelone*-Embryos, und zwar mit 6,75 mm Msl, darlegen.

In Textfig. 141—148 (p. 209) sind 8 Schnitte aus der Serie dieses Embryos dargestellt; dieselben folgen in der Serie in den Entfernungen aufeinander, welche in der Erklärung der Figuren angegeben sind. (Schnittdicke = 60 μ). In 141 sehen wir das caudale Ende der Anlage des Recessus superior posterior („Regio olfactoria") und den Anfang des Choanenganges (Chg). Die Länge des letzteren beträgt jetzt, bis zum Anfange der Choanenöffnung (Ch. in Textfig. 145, p. 209), etwa 510 μ, gegen 660 μ Länge der Anlage des Recessus superior posterior. Also abermals eine beträchtliche absolute und noch größere relative Zunahme der Länge des Choanenganges.

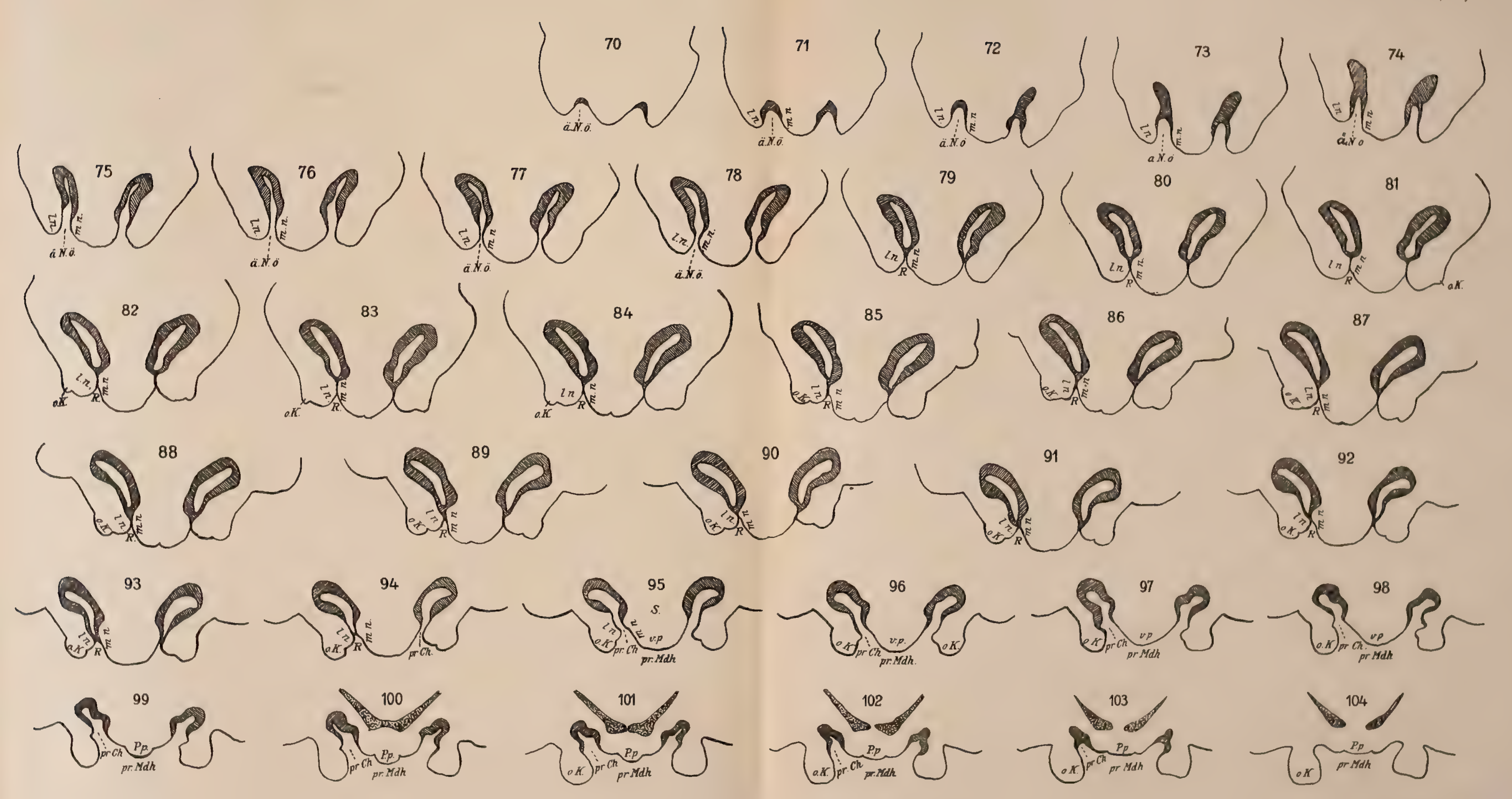
Erklärung zu den Textfiguren 70—105 und 106—140 (Textbeilage 1 und 2).

Textfig. 70—105. 36, in orocaudaler Richtung aufeinanderfolgende Schnitte aus der Serie eines Embryos der *Emys lutaria* s. *europaea* von $\frac{5}{8}$ cm Nackensteißlänge, im Bereiche der Nasenhöhle. Zur Entwicklung des Gaumens. *ä. N. ö.* = äußere Nasenöffnung. *l. n.* = lateraler Nasenfortsatz. *m. n.* = medialer Nasenfortsatz. *ok* = Oberkieferfortsatz. *P. p.* = Papilla palatina. *pr. Ch.* = primitive Choane. *pr. Mdh.* = primäre Mundhöhle. *R* = Rinne am Munddache im Bereiche des entstehenden primitiven Gaumens, welche sich caudalwärts in die Choane fortsetzt. *vp* = Vomerpolster. — Dicke der Schnitte = je 15 μ.

Textfig. 106—140. 35, in orocaudaler Richtung unmittelbar aufeinanderfolgende Schnitte aus der Serie eines Embryos der *Emys lutaria* s. *europaea* von $\frac{5}{8}$ cm Nackensteißlänge, im Bereiche der Nasenhöhle. Der Embryo ist in seiner Organisation etwas weiter entwickelt als derjenige der Textfig. 70—105. Zur Entwicklung des Gaumens, namentlich des sogenannten sekundären Gaumens (*s. G.*). *Ch* = Choane. *R* = Rinne am Munddache im Bereiche der Gaumenbrücke. *s. G.* = sogenannter „sekundärer" Gaumen. Die übrigen Bezeichnungen wie in den Textfig. 70—105 nach p. 208. — Dicke der Schnitte = je 20 μ.







Fuchs: Bau und Entwicklung des Schädels der Chelone imbricata.

G. Reisacher, Stuttgart





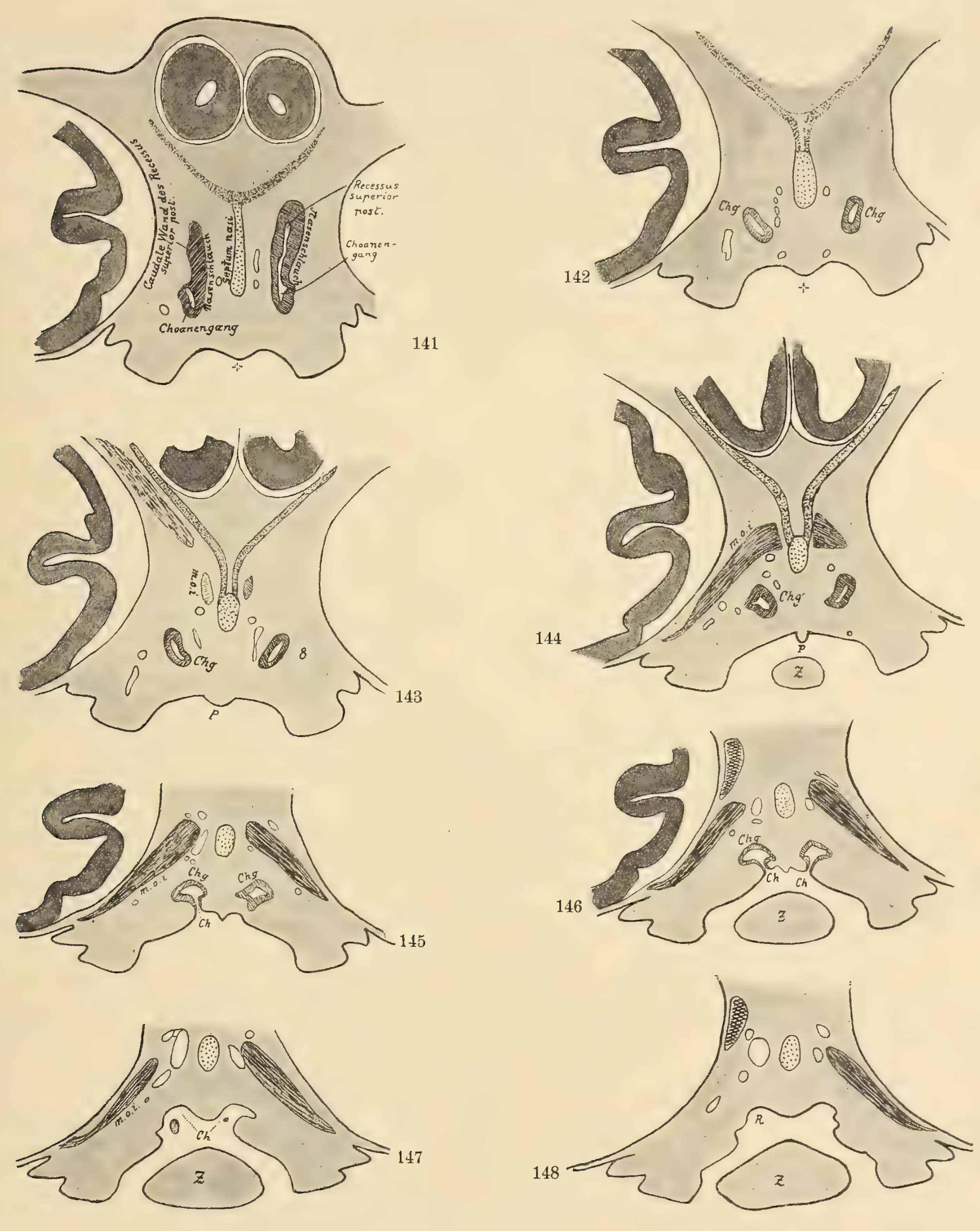




G. Reisacher, Stuttgart.

Fuchs: Bau und Entwicklung des Schädels der Chelone imbricata.





Textfig. 141—148. 8, in orocaudaler Richtung aufeinanderfolgende Schnitte aus der Serie eines Embryos der *Chelone imbricata* mit 6,75 Msl. Im Bereiche des caudalen Abschnittes der Nasenhöhle, der Choanengänge und Choanen. — Schnittdicke = 60 μ. — 141 geht durch den caudalen Teil des Recessus superior posterior und den Anfang des Choanenganges. 142 liegt in der Serie 120 μ caudal von 141; 143 folgt unmittelbar auf 142; 144 liegt 180 μ caudal von 143; 145 = 120 μ caudal von 144. 145—148 folgen in der Serie unmittelbar aufeinander. *Ch* = Choane. *Chg* = Choanengang. *m. o. i.* = Musculus oculi obliquus inferior. *p* = Papille am Munddache im Bereiche der Choanenöffnung. *R* = Rinne am Munddache, welche in der caudalen Fortsetzung der Choane liegt. *Z* = Zunge. * Wulst am Munddache, welcher in der oralen Fortsetzung der Papille (*p*) liegt.

Beim Modellembryo beträgt dann die Länge des Choanenganges (wieder bis zum Anfange der Choanenöffnung) 1320 μ (1,32 mm), diejenige des Recessus superior posterior („Regio olfactoria") 840 μ. Der Choanengang, ursprünglich, als schon die Anlage des Recessus superior posterior vorhanden war, noch gar nicht da, wächst dann, nach seinem Auftreten, außerordentlich schnell und überholt sehr bald die Länge des Recessus um ein Beträchtliches.

Der Länge der Zunahme des Choanenganges entspricht natürlich jeweils eine Zunahme der Länge der Gaumenbrücke wie der Verlageruug der Choanenöffnung caudalwärts.

Überblicken wir kurz das Gesagte, dann ergibt sich folgendes:

Auf junger Embryonalstufe fehlt sowohl bei *Emys* wie *Chelone*, trotz der Anwesenheit einer Gaumenbrücke, von einem Choanengange noch jegliche Spur. An seiner Stelle liegt die Choanenspalte. Wie durch die jüngste der beschriebenen *Emys*-Stufen mit Sicherheit dargetan wird, erstreckt sich die Choanenspalte ursprünglich noch über einen beträchtlichen Teil der Anlage des Cavum nasi proprium, also desjenigen Nasenhöhlenabschnittes, in welchem später die Muschel liegt, und welchem die verschiedenen Recessus angehören. Dieser Teil der Choanenspalte ist später nicht mehr vorhanden, an seiner Stelle dagegen ein Boden für den betreffenden Teil des Cavum nasi proprium, welcher die vorher, auf der jüngeren Stufe, entstandene Gaumenbrücke caudalwärts ergänzt. So kommt das vordere Ende der Choanenspalte auf einer nächsten Stufe an das caudale Ende der Anlage des Cavum nasi proprium zu liegen. Eine caudale Fortsetzung der Spalte ist in einer an der Mundhöhlendecke gelegenen Rinne gegeben. Daran schließen sich dann die Stufen, in welchen es zur Bildung eines sehr schnell, in orocaudaler Richtung, an Länge zunehmenden Choanenganges kommt, durch dessen Auftreten die definitive Choane vom Cavum nasi proprium wegverlegt und, entsprechend der Längenzunahme des Choanenganges, weiter caudal verlagert wird.

Wie ist das alles zu erklären?

Ich glaube: es kann gar keinen Zweifel darüber geben, daß der caudale Teil des Bodens des späteren Cavum nasi proprium an der Stelle des vorderen Abschnittes der ursprünglichen Choanenspalte, wie sie auf den jüngsten in Betracht kommenden Embryonalstufen vorliegt, entsteht, und der Boden des Choanenganges, im unmittelbaren Anschluße an diesen caudalen Bodenteil des Cavum nasi proprium, im Bereiche des caudalen Teiles der Choanenspalte und eventuell noch der diese caudalwärts fortsetzenden Rinne der Mundhöhlendecke. Es kann ferner nicht zweifelhaft sein, daß die beiden, unter dem caudalen Teile des Cavum nasi proprium sowie unter dem Choanengange, als deren Boden, liegenden, die erste Gaumenbrücke des jungen Embryos fortsetzenden Teile der späteren Gaumenbrücke durch Verwachsung der Ränder der ursprünglichen Choanenspalten (und gegebenen Falles noch der Rinne der Mundhöhlendecke) entstehen. Darüber läßt die unmittelbare Beobachtung gar keinen Zweifel und wird außerdem noch durch folgende Überlegung gestützt. Wenn der Choanengang nicht auf die angegebene Weise durch Verwachsung der Ränder der ursprünglichen Choanenspalten und der Mundhöhlendachrinne, entstünde, dann müßte er eben auf andere Weise entstehen. Dann käme, nach Lage der Dinge, wohl nur eine sekundäre Gliederung des epithelialen Nasenschlauches und ein caudales selbständiges Auswachsen des caudalen, zum Choanengange gewordenen Teiles in Betracht. Da nun aber, wie oben unwiderleglich dargetan, die ursprüngliche Choanenspalte, auf junger Embryonalstufe, ins Gebiet des späteren Cavum nasi proprium hineinreicht, so müßte ein caudalwärts selbständig auswachsender Choanengang sekundär in die Choane durchbrechen; eine andere Möglichkeit gäbe es, m. E., nicht. Von einem solchen Vorgange ist aber nicht die Spur zu entdecken und weder von Seydel, mir oder Thäter beobachtet worden. Außerdem wäre, bei einer solchen Entstehungsweise und bei der außerordentlichen Länge des Choanenganges, die Gradheit des Verlaufes desselben in orocaudaler Richtung nicht zu erklären, ja unmöglich. Denn da die Choanenspalte ursprünglich bis ins Gebiet des Cavum nasi proprium hineinreicht, so müßte ein solch langer, caudalwärts auswachsender Choanengang sich (ähnlich wie der Darm des Menschen) in zahlreiche Windungen legen, um noch im Gebiete der Choane durchbrechen und ausmünden zu können. Hat sich Thäter das alles jemals klargemacht, als er mir die Verwachsung der Ränder der ursprünglichen Choane in orocaudaler Richtung und damit die Verlagerung der Choane in caudaler Richtung während der Ontogenese bestritt? Es scheint nicht.

Wollte man nun noch am Ende zwar die Verwachsung der Choanenränder im Bereiche des caudalen Teiles der Anlage des Cavum nasi proprium, auf frühembryonaler Stufe, zwecks Bildung des Bodens dieses Teiles des Cavums, zugeben, dann aber für die weiter caudal gelegenen Teile nicht, sondern annehmen, daß, sobald nur der erste Anfang eines Choanenganges vorhanden sei, derselbe dann vollständig auswüchse, ohne weitere Vergrößerung durch Verwachsung der Choanen- und Rinnenränder, so stieße auch eine solche Vorstellung auf unüberwindliche Schwierigkeiten. Ich will dieses an einem konkreten Beispiele klarmachen. In Textfigur 62 (p. 206) haben wir das caudale Ende der Anlage des Cavum nasi proprium eines *Chelone*-Embryos mit 3,6 mm Msl kennen gelernt. Unmittelbar darauf (Textfig. 63, p. 206) beginnt die Choane. Man könnte nun vielleicht sagen, in 62 läge schon der Anfang des Choanenganges vor und nun wüchse derselbe, nachdem einmal sein Anfang vorhanden sei, selbständig aus. — Was wäre die Folge? — Erinnern wir uns, daß die Anlage des Recessus superior posterior schon auf dieser Stufe 450 μ lang ist. Der Choanengang aber hätte erst die Länge einer einzigen Schnittdicke (30 μ). Nun ist aber später, und zwar relativ recht bald, der Choanengang um ein Wesentliches länger als der genannte Recessus. Um diese Tatsache zu erklären, müßte man, angesichts der in Rede stehenden Vorstellung von der Vergrößerung des Choanenganges ausschließlich durch Eigenwachstum, annehmen, daß das ganze Kopfgebiet, in welchem der soeben in Erscheinung getretene Anfang des Choanenganges liegt, in den folgenden Embryonalstufen um ein vieles Mal schneller wüchse als alle anderen Gebiete des Kopfes, insbesondere aber als dasjenige, in welchem der Recessus superior posterior liegt; denn wäre dies nicht der Fall, wüchse, aus dem ganzen Gebiete des Choanenganges, nur dieser selbst allein so außerordentlich schnell, schneller als die übrigen Teile, in die Länge, dann müßte sich der Gang ja wieder in Windungen legen, und zwar um Platz zu bekommen. Ein solch gesteigertes und beschleunigtes Wachstum eines einzelnen Kopfabschnittes müßte aber auch an anderen Teilen des Gebietes zur Geltung kommen und in entsprechenden Proportionen sich ausdrücken. Auch davon ist nichts zu beobachten.

Es bleibt also nur die von mir angegebene Art und Weise der Entstehung des Choanenganges durch Verwachsung der Ränder der ursprünglichen Choanenspalte (und gegebenen Falles noch eines Teiles der dieselbe caudalwärts fortsetzenden Rinne der Mundhöhlendecke) als, nach Lage der Dinge, allein möglich übrig.

Diese Verwachsung nun zeigt einen besonderen Charakter, und dadurch darf man sich nicht irreführen lassen: sie ist nämlich dadurch weniger augenfällig, daß nicht, wie es sonst die Regel in solchen Fällen ist, zunächst im ganzen Gebiete der Verwachsungsstelle, in maximo, die Verwachsungsränder gleichzeitig epithelial miteinander verkleben, und dann erst das Mesoderm durchbricht (welches der günstigste Fall zur Beobachtung und Feststellung eines Verwachsungsprozesses ist), sondern der ganze Vorgang sich in derjenigen Art und Weise abspielt, in welcher bei der Bildung des äußeren Nasenloches der Säuger die für diesen Vorgang nachgewiesene Verwachsung der Ränder sich vollzieht. Nämlich: nach der Bildung der primären Gaumenbrücke, auf frühembryonaler Stufe, legen sich, indem der Verwachsungsprozeß ununterbrochen caudalwärts fortschreitet, alsbald die Ränder der Choanenspalte, zunächst aber nur auf ganz kurzer Strecke (im Präparate also in wenigen Schnitten) aneinander zur epithelialen Verklebung. In dem gleichen Maße nun, in welchem diese epitheliale Verklebung allmählich und kontinuierlich caudalwärts fortschreitet, bricht auch sofort dahinter, d. h. in der erst kurz zuvor epithelial verklebten kurzen Strecke, das Mesoderm schon durch, und zwar im Anschlusse an das bereits zuvor im Bereiche der primären Gaumenbrücke durchgebrochene Mesoderm. So kommt es, daß die Strecke der jeweiligen epithelialen Verklebung immer nur sehr kurz, der ganze Verwachsungsprozeß wenig auffällig ist. Er ist daher nur durch Messungen und durch genaueste Berücksichtigung der topographischen Beziehungen der Choane, des Choanenganges und der übrigen Teile der Nasenhöhle während der Ontogenese festzustellen. Thäter's Einwand, die von mir als Stellen der epithelialen Verklebung zum Zwecke der Verwachsung abgebildeten Schnitte zeigten nichts anderes als den epithelialen Vorderrand der Choane, erklärt sich somit sehr leicht; ist aber hinfällig. Natürlich müssen die epitheliale Verklebung zum Zwecke der Verwachsung und der epitheliale Vorderrand der Choane stets zusammenfallen. Nach dem Gesagten beweist das aber gar nichts gegen die Tatsache der caudalwärts fortschreitenden Verwachsung.

Am Schlusse dieses Abschnittes ist es mir höchst angenehm, auf Seydel's Arbeit aus 1896 verweisen zu können. Diese Arbeit war mir früher im Original nicht zugänglich gewesen[1], nur in Referaten; ich habe sie erst jetzt durch eigenes Lesen kennen lernen können.

Da entnehme ich nun derselben, daß Seydel die Entwicklung der Nasenhöhle untersucht, dabei ganz besonders auch auf die Entstehung und Herkunft der Choanengänge geachtet hat, und zwar bei *Chrysemys*, nämlich *Chrysemys picta*. Das letztere ist um so wichtiger für mich, als Thäter seinerzeit (1910) die Unrichtigkeit meiner Angaben gerade durch Untersuchungen an *Chrysemys* hat dartun wollen, allerdings an *Chrysemys marginata*. Doch spielt die Verschiedenheit der Art wohl keine Rolle, da nicht anzunehmen ist, daß in diesem, den Schildkröten so ganz eigentümlichen Punkte, *Marginata* sich anders verhält als *Picta*.

Seydel nun gibt eine Darstellung der Entwicklung der Choanen und Choanengänge, welche in allem Wesentlichen durchaus mit meinen Angaben übereinstimmt, welches ich gleich dartun werde. Auch in der theoretischen Auffassung ergibt sich im wesentlichen und den meisten Punkten Übereinstimmung zwischen uns beiden.

Zunächst aber bemerke ich, daß Seydel und ich in der Benennungsweise voneinander abweichen. Seydel bezeichnet das, was ich Choanengang nenne, als Ductus nasopharyngeus, und seine Pars olfactoria der *Chrysemys* entspricht meinem Recessus superior posterior der *Chelone*. Von diesen Unterschieden, welchen ja nur die theoretische Auffassung, nicht die Beobachtung der Entwicklungsvorgänge zugrunde liegt, ist abzusehen.

Seydel also beschreibt die Entwicklungsvorgänge an fünf verschieden alten Embryonen der *Chrysemys picta*.

Die beiden jüngsten Embryonen (4,5 und 5 mm Länge) kommen für mich hier nicht in Betracht, da die Nasenmundrinne noch in ganzer Ausdehnung offen und also noch keine primitive Gaumenbrücke gebildet ist, wenn auch auf der ältesten der beiden Stufen die Bildung derselben schon eingeleitet ist (s. Seydel's Fig. 33 B auf p. 467 seiner Arbeit). Die Öffnung der Nasenmundrinne oder der Nasengrube nennt Seydel Einführungsspalt.

Beim dritten Embryo (mit deutlich werdender Schildanlage) ist die Nasengrube zur Nasenhöhle geworden, indem sie, in der bekannten Weise, unten einen Abschluß erfahren hat, und zwar in ihrem vorderen Teile, durch Verwachsung der Ränder der Nasenmundrinne, des Einführungsspaltes: d. h. es ist der primitive Gaumen gebildet und es besteht vor und hinter demselben je eine Öffnung der Nasenhöhle. Die hintere nennt Seydel „Rest des Einführungsspaltes" (p. 469, in der Buchstabenerklärung der Fig. 34). Diese Bezeichnung ist auch ganz richtig, insofern die Öffnung ja auf den „Einführungsspalt" der Nasenmundrinne oder Nasengrube zurückzuführen und ein caudaler Rest desselben ist; andererseits aber ist es nicht zweifelhaft, daß diese Öffnung, in vergleichend-anatomischer und embryologischer Hinsicht, nichts anderes ist als die primitive Choanenspalte. Außerordentlich wichtig ist die Lage derselben, namentlich die Lagebeziehung zur Anlage des Cavum nasi proprium und seiner Teile; und wegen dieser hohen Wichtigkeit setze ich die Seydel'schen Schnittbilder dieser Stufe, mit den Seydel'schen Bezeichnungen versehen, hierher (untenstehende Textfig. 149, A—H, p. 212). Wie Seydel (p. 469) ausdrücklich hervorhebt, beginnt diese hintere Öffnung, also die primitive Choanenspalte, „noch im Bereiche des Geruchsorganes selbst" und liegt mit ihrem vorderen Abschnitte durchaus in diesem Bereiche. Seydel's hier wiedergegebene Figuren lassen nun klar und deutlich erkennen (s. E—H), daß die Spalte sogar noch im Bereiche der „Regio olfactoria", dem Homologon des Recessus superior posterior der *Chelone*, liegt. Was das bedeutet, kann man sich an Textfig. 58, p. 205, klarmachen, wenn man sich hier die Choane in den Bereich der caudalen Hälfte der „Regio olfactoria" nach vorn verlagert denkt: es fehlt dann jede Spur des „Ductus nasopharyngeus", des Choanenganges.

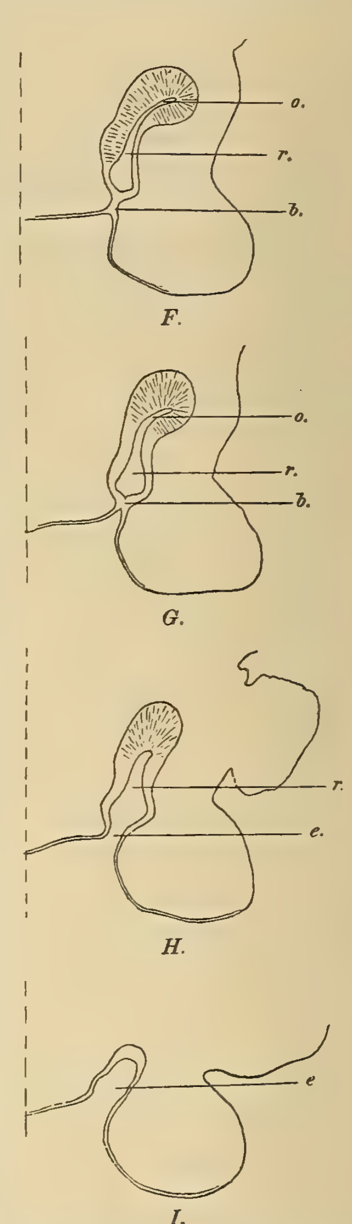
---

[1] Keine der in Straßburg in Betracht kommenden Bibliotheken enthält den zweiten Band der Festschrift für Gegenbaur.

Beim vierten Embryo (4 mm Länge der Schildanlage) hat sich „der Schluß des Einführspaltes nach hinten bis fast an das Ende der Riechgrube ausgedehnt“ (p. 471), d. h. aber nichts anderes als: die Choane ist weiter nach hinten verlagert worden, und zwar durch Verwachsung ihrer Ränder im vordersten Abschnitte, und zwar im unmittelbaren Anschlusse an den auf der vorhergehenden Stufe gebildeten primitiven Gaumen, wie es auch aus Seydel's Abbildungen dieser Stufe (p. 470 und 471, Fig. 35, aus welcher ich, in nebenstehender Textfigur 150, die 4 Schnitte F—J der Seydel'schen Serienabbildung wiedergebe) ohne weiteres hervorgeht. Die Choanenöffnung beginnt jetzt in einer caudal von der „Regio olfactoria“ gelegenen Ebene, aber noch gleich hinter derselben. An denjenigen Stellen, an welchen auf der vorhergehenden Stufe, im Bereiche des caudalen Teiles der „Regio olfactoria“, der vorderste Teil der Choanenspalte gelegen war (s. E—G der Textfig. 149, p. 212), ist jetzt (s. Textfig. 150 F und G) bereits epitheliale Verklebung der Spaltenränder eingetreten. Und dieser epithelialen Verklebung folgt bald der Mesodermdurchbruch, unter gleichzeitigem caudalem Fortschreiten der epithelialen Verklebung.

Beim fünften Embryo (Schildanlage 5 mm) ist nun auch der (bis dahin, d. h. auf den beschriebenen, vorhergehenden Stufen, noch gar nicht vorhanden gewesene) „Ductus nasopharyngeus“ (Choanengang) gebildet. Seydel sagt (p. 475) darüber: Der Ductus nasopharyngeus „bestand bei jüngeren Embryonen als eine rinnenförmige Einsenkung des Mundhöhlendaches (das ist die an die primitive Choane sich rückwärts anschließende, auch von mir beobachtete, und sowohl 1907 wie 1911 (Anatom. Anz., Bd. 38), auch oben wieder (s. R in Textfig. 68 u. 69, p. 206, und in 148, p. 209) abgebildete Rinne an der Mundhöhlendecke, H. F.). Durch Verschmelzung der Rinnenränder vollzieht sich der Abschluß der Rinne zum Kanal; dieser Vorgang bildet die Fortsetzung des gleichartigen Prozesses, der zur Bildung des Nasenhöhlenbodens führte. Auch zeitlich scheint sich der Abschluß des Ductus nasopharyngeus direkt an die Bildung des Nasenhöhlenbodens anzuschließen. Unter diesen Verhältnissen ist es schwer, den Zeitpunkt zu bestimmen, in welchem die Bildung des primären Mundhöhlendaches, wie es bei den Perennibranchiaten dauernd besteht, vollendet ist, und die Bildung des sekundären Gaumens beginnt. Die Öffnung, die gerade in diesem Moment die Nasen- und Mundhöhle verbindet, dürfen wir, streng genommen, allein als Apertura nasalis interna bezeichnen und der primitiven Choane der Perennibranchiaten und Urodelenlarven homologisiren.“ Und auf p. 479 heißt es: „In der Ontogenie[1] von *Chrysemys* tritt die Anlage des Nasenrachenganges frühzeitig als eine Rinne auf, die an das hintere, untere Ende der eingesenkten Riechgrube anschließt und am Mundhöhlendache nach hinten ausläuft. Die Ränder dieser Rinne bilden die direkte Fortsetzung der Umrandung der Nasen-

Textfig. 149 A—H. 8 Schnitte aus der Serie eines Embryos der *Chrysemys picta*. Nach Seydel, 1896 (p. 468 und 469, Fig. 34 A—H). „Embryo mit deutlich werdender Schildanlage (Embr. III). Nasenhöhle. Frontalschnitte. Vergr. 40 : 1. *á* Einführgang. *o* pars olfactoria. *r* pars respiratoria der Nasenhöhle. *e* Rest des Einführspaltes. *b* beginnender Verschluß des letzteren.“



Textfig. 150 F—J. 4 Schnitte aus der Serie eines Embryos der *Chrysemys picta*; im Bereiche des caudalen Teiles der Nasenhöhle und der Choane. Nach Seydel, 1896 (p. 471, Fig. 35; die Schnitte A—E der Seydel'schen Figur sind fortgelassen worden). „Embryo mit 4 mm langer Schildanlage (Embr. IV). Nasenhöhle. Frontalschnitte. Vergr. 40:1.“ Die Bezeichnungen wie in Textfig. 149 (p. 212).

[1] Müßte Ontogenese heißen, H. F.

gaumenrinne. Der Abschluß zum Kanal erfolgt durch die Verschmelzung der Rinnenränder; dieser Vorgang schließt sich ganz kontinuierlich an die Bildung des Nasenhöhlenbodens an und schreitet von vorn nach hinten fort."

Überblicken wir Seydel's Angaben, so geht daraus über die Choanenspalten und Choanengänge folgendes hervor: In den 4 jüngeren Embryonen ist überhaupt noch kein Choanengang vorhanden. Beim dritten und vierten Embryo ist aber bereits ein primitiver Gaumen gebildet, beim vierten im Vergleiche zum dritten etwas weiter gewachsen, vom Choanengange jedoch fehlt noch jede Spur. Statt dessen besteht die primitive Choanenspalte, welche beim dritten Embryo noch im Bereiche des Cavum nasi proprium, insbesondere auch im Gebiete der „Regio olfactoria", also auch der Muschelzone, beginnt, im vierten aber erst weiter caudal, hinter der caudalen Ebene der „Regio olfactoria". Sie ist also schon hier caudalwärts verlagert gegen 3, und zwar durch Vergrößerung des primitiven Gaumens; diese aber ist, wie Seydel klar zeigt und seine Abbildungen über allen Zweifel dartun, durch weitere Fortsetzung des Verwachsungsprozesses erfolgt, und diese Fortsetzung des Verwachsungsprozesses konnte sich natürlich nur an der auf der vorhergehenden Stufe gebildeten Choanenspalte vollziehen, und hat deren vorderen Teil betroffen. An die Choane schließt sich caudalwärts eine Rinne des Mundhöhlendaches an. Erst beim fünften Embryo ist jederseits ein Choanengang hinzugekommen, und mit ihm zugleich eine außerordentliche Verlängerung des Gaumens oder der Gaumenbrücke, indem dem vorher gebildeten primitiven Gaumen noch ein Stück, von Seydel „sekundärer Gaumen" genannt, hinzugefügt worden ist. Seydel gibt ausdrücklich an, und seine Figuren erhärten es, daß der Choanengang (Ductus nasopharyngeus) durch Verwachsung der Ränder der Rinne des Mundhöhlendaches entstanden ist, welche auf der jüngeren Stufe vorhanden war.

Ich glaube, wohl sagen zu dürfen, daß dies in allem Wesentlichen das gleiche ist wie was ich, zwar später als Seydel, aber, aus dem angegebenen Grunde, doch unabhängig von ihm, für *Emys* und *Chelone* angegeben habe.

Nur in einem Punkte könnte man Zweifel an unserer Übereinstimmung hegen. Seydel spricht nämlich immer nur von dem Hervorgehen des „Ductus nasopharyngeus" aus der Rinne der Mundhöhlendecke, ich dagegen aus der Choanenspalte und deren Gebiete. Ich glaube, hier liegt nur scheinbar eine Differenz vor: ich habe eben den vordersten Teil jener Rinne stets noch zur Choanenspalte gerechnet, und habe dazu auch meine Gründe: es trägt nämlich der vordere Teil der Rinne, in ihrer Tiefe, also ihrem Boden, stets noch etwas höheres Epithel als die benachbarten Teile der Mundhöhlendecke, so wie es aus meinen Abbildungen (Textfig. 67 und 68, p. 206) und aus Seydel's Figur 344 (p. 469, s. Textfig. 149 H auf p. 212) hervorgeht. Der Übergang des Nasenhöhlenepithels in das Mundhöhlenepithel, insbesondere des Epithels der Choane in dasjenige der Rinne des Mundhöhlendaches, erfolgt ganz allmählich; daher die Grenze zwischen Ende der Choanenspalte und Anfang der Mundhöhlenrinne nicht genau und haarscharf anzugeben ist. Da ich den vordersten Teil der Rinne, auf Grund der Epithelverhältnisse, zur Choanenspalte rechne, so habe ich gesagt, der Choanengang gehe aus einem Gebiete hervor, in welchem beim jüngeren Embryo die Choanenspalte liegt. Im übrigen habe ich (1911, Anat. Anz., Bd. 38, p. 632) für *Chelone* darauf hingewiesen, daß es sehr wahrscheinlich ist, daß die hintersten Teile der Choanengänge nicht mehr „aus Teilen der Nasenschläuche im Gebiete der ursprünglichen Choanen" hervorgehen, sondern „aus weiter caudal gelegenen Teilen der Mundhöhle selbst", nämlich den die Choanenspalten jüngerer Stufen caudalwärts fortsetzenden Rinnen der Mundhöhlendecke.

Vielleicht möchte der Leser auch daran Anstoß nehmen, daß ich schon auf Seydel's dritter, oben in Textfig. 149, p. 212, wiedergegebener, also einer noch sehr jungen Stufe schon von primitivem Gaumen und Choanenspalte spreche, so wie ich dies auch bei dem von mir beschriebenen jungen *Emys*-Embryo (Textfig. 70—105, nach p. 208) getan habe, während Seydel, an Stelle der Bezeichnung Choanenspalte, von einem Reste des Einführungsspaltes spricht. Vielleicht liegt in der Tat hier eine Verschiedenheit der Auffassung zwischen uns beiden vor; doch kann ich dies dem Wortlaute der Seydel'schen Darstellung nicht mit Bestimmtheit entnehmen. Seydel geht in seinen vergleichenden Erwägungen immer von den Amphibien, insbesondere den Perennibranchiaten und Salamandriden, aus und setzt die Schildkröten in Vergleichung mit diesen Formen, um ihre Organisation genetisch zu begreifen. Ich dagegen gehe in der vorliegenden Frage von den Amniotenverhältnissen aus, und zwar von den zweifellos primitivsten, welche wir bei lebenden Amnioten antreffen, und das sind, was die Choanen- und Gaumenverhältnisse betrifft, die *Hatteria*-Verhältnisse. Nicht nur die Tatsache, daß die Schildkröten Amnioten sind, veranlaßt mich zu diesem Wege, sondern vor allem die ganzen Entwicklungsverhältnisse der Nasenhöhle. Diese tragen bei den Schildkröten im allgemeinen entschieden Amniotencharakter, und da nun in den Choanenverhältnissen keine primitiven Amniotenverhältnisse mehr vorliegen, so halte ich es für richtiger, oder wenigstens besser, zuerst einmal die Vergleichung mit wirklich primitiven Amniotenverhältnissen durchzuführen, um festzustellen, was sich auf dieser Grundlage genetisch erklären und begreifen läßt. Ich komme gleich auf diesen Punkt nochmals zurück.

Nach dem Gesagten besteht also zwischen Seydel's und meinen Beobachtungen, in allem Wesentlichen, Übereinstimmung. Und sowohl in der Tatsache, daß ich, unabhängig von Seydel, dessen Priorität ich damit gewiß nicht beeinträchtigen will, und dazu noch an anderen Formen, nämlich *Emys* und *Chelone*, zum gleichen Ergebnisse gekommen bin wie er, daß nämlich die Choanengänge entstehen durch Verwachsung der Ränder der Choanenspalten und eventuell noch der die letzteren fortsetzenden Rinnen der Mundhöhlendecke, wie in der anderen Tatsache, daß Seydel, an dem gleichen Untersuchungsobjekte, nämlich *Chrysemys*, das diametrale Gegenteil gefunden hat von dem, was Thäter (1910) behauptet, darf wohl ein wichtiges Zeugnis erblickt werden dafür, daß Thäter im Irrtume ist und mangelhaft beobachtet hat; daher sein Angriff auf meine Darstellung hinfällig und nichtig ist; was allerdings in auffallendem Kontraste steht zu dem Selbstbewußtsein und der Sicherheit, mit welchen Thäter seine Sache (1910 und 1912) gegen mich vorträgt.

Es entstehen also, im Gegensatze zu Thäter's Darstellung, die Choanengänge der Schildkröten erst sekundär, im Gebiete der ursprünglichen Choanen (und gegebenen Falles noch deren rinnenartigen Fortsetzungen), und zwar durch Verwachsung der Ränder der Spalten (und Rinnen). Es gibt, wieder im Gegensatze zu Thäter, bei den Schildkröten, außer dem am Boden des Cavum nasi proprium gelegenen primitiven Gaumen, noch ein weiteres Gaumenstück, welches erst sekundär hinzugekommen ist, bei der Entstehung der Choanengänge, eben durch die Verwachsung der Choanenspalten — und eventuell noch

Rinnenränder in unmittelbarem Anschlusse an die Entstehung des primitiven Gaumens. Dieses neue, sekundäre Stück heißt gewöhnlich „sekundärer Gaumen" der Schildkröten, ein Name, der, wie ich früher (1908, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol.) gezeigt habe, nicht günstig gewählt ist, und zwar insofern nicht, als dieser sekundäre Gaumen der Schildkröten dem sekundären Gaumen der Säugetiere, welchem dieser Name historisch mit Recht zukommt, genetisch nicht homolog ist, wie ich dies 1907 (Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., p. 456—460) ausführlich erörtert habe. An dieser Nichthomologie wird auch nichts geändert, wenn, was ich damals noch nicht zugestanden und hervorgehoben habe, der hinterste Teil der Choanengänge aus den die Fortsetzung der jungen Choanenspalten bildenden Rinne der Mundhöhlendecke, also aus Teilen der Mundhöhle selbst, hervorgeht. Die außerordentliche Verschiedenheit in der Art und Weise der Genese der Choanengänge der Schildkröten und der Nasenrachengänge der Säugetiere, welch letztere ja ganz aus der primären Mundhöhle hervorgehen, die Verschiedenheit der Genese und der Zusammensetzung des definitiven Gaumens in beiden Gruppen bleiben trotzdem bestehen, und die so verschieden entstandenen Teile sind weder voneinander ableitbar noch direkt, d. h. im Sinne einer Homologie, miteinander vergleichbar.

Ich habe oben gesagt, daß es nicht leicht oder gar unmöglich ist, genau die Grenze zwischen hinterem Ende der Choanenspalte und Anfang der dieselbe caudalwärts fortsetzenden Rinne anzugeben. Genau das gleiche gilt, wie auch Seydel hervorhebt (s. die oben angeführten Sätze seiner Seite 475), für die Grenze zwischen primitivem Gaumen und dem sekundär hinzugekommenen Gaumenstücke. Auch hier kommen wir vielleicht weiter, wenn wir zunächst die Vergleichung der gesamten Amniotenverhältnisse zugrunde legen, als wenn wir, mit Seydel, gleich von den Amphibienzuständen ausgehen.

Wenn wir uns erinnern, daß bei *Hatteria* die Choanenspalten sich über die ganzen Muschelzonen, also die weitaus größte Hauptmasse des Cavum nasi proprium, erstrecken, der primitive Gaumen im wesentlichen also unter dem Vorhofe der Nasenhöhle gelegen ist, wie dies aus den Fig. 19—27 der Taf. VII meiner Arbeit aus 1908 (Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 11) ohne weiteres hervorgeht, und mit dem Cavum nasi proprium höchstens nur durch dessen Anfangsstück in unmittelbare Beziehung tritt; wenn wir uns weiter vergegenwärtigen, daß *Hatteria* damit sehr primitive Amniotenverhältnisse aufweist, so muß man sich doch fragen, ob man bei den Schildkröten den ganzen Gaumenteil, welcher das Cavum nasi proprium in ganzer Länge nach unten abschließt, also den ganzen Boden des Cavum nasi proprium, noch als primitiven Gaumen bezeichnen darf und soll, denn bei *Hatteria* fehlt ja ein solcher Boden des Cavum nasi proprium; und nicht vielmehr nur denjenigen Teil, welcher den Einführungsgang (Aditus) und den allervordersten Teil des Cavum nasi proprium nach unten abschließt, welcher also diejenige Lage und Beziehungen hat, welche dem primitiven Gaumen der *Hatteria* zukommen. Ich will einstweilen keine endgültige Entscheidung in dieser Frage treffen. Doch seien einige Tatsachen genannt, welche zugunsten der zuletztgenannten Ansicht angeführt werden können: 1. die Verhältnisse der *Hatteria* und das Ergebnis der Vergleichung mit denselben; 2. die Tatsache, daß beim *Chelone*-Embryo (und auch *Dermochelys*-Embryo nach Nick) die Choanenincisuren des Ethmoidknorpels zeitweise so auffallend weit nach vorn reichen, und zwar bis in den Bereich des caudalen Teiles des Aditus oder Einführungsganges (s. Textfig. 35—29, p. 158/157); 3. die (aus den Textfig. 27—33, p. 157/158 zu entnehmende) Tatsache, daß das Prämaxillare, also der Knochen des primitiven Gaumens, beim Embryo sich nur über das Gebiet des Aditus und des vordersten Teiles des Cavum nasi proprium erstreckt, welche, zusammen mit der unter 2 angeführten Tatsache, als auf eine früher einmal bis in diese Gegend ausgedehnte Erstreckung der Choanenspalten hinweisend angesehen werden kann; 4. die schon durch Seydel (1896) festgestellte und seinen oben, in Textfig. 149 und 150, p. 212, wiedergegebenen Abbildungen zu entnehmende Tatsache, daß die Gaumenbrücke auf früher Embryonalstufe zunächst nicht die ganze Anlage des Cavum nasi proprium nach unten abschließt, sondern den caudalen Teil derselben unten offen läßt; ein Zustand, welcher zweifellos noch an die Dauerverhältnisse der *Hatteria* erinnert. — Alles dieses deutet, m. E., darauf hin, daß auch bei den näheren oder entfernteren Vorfahren der Schildkröten einmal die Gaumenverhältnisse, gleichwie die Choanenverhältnisse, ähnlich denjenigen der *Hatteria* beschaffen gewesen sind, d. h. der primitive Gaumen sich lediglich nur unter dem Vorhofe der Nasenhöhle (Aditus, Atrium) und den allervordersten Teilen des Cavum nasi proprium ausgebreitet hat. Wollte man dagegen, auf Grund der von Seydel ermittelten Tatsachen, einwenden, daß die Gaumenbrücke der Schildkröten schon gleich nach Beginn ihrer ontogenetischen Entstehung in größerer Ausdehnung unter der Anlage des Cavum nasi proprium liegt, wie es auch aus den oben wiedergegebenen Abbildungen Seydel's (Textfig. 149 und 150, p. 212) hervorgeht, so wäre dagegen zu bemerken und zu bedenken zu geben, daß dies eine sekundäre Anpassung des ontogenetischen Entwicklungsprozesses an die physiologische Bedeutung des definitiven Zustandes, an die erhöhte funktionelle Bedeutung der weiter zurückliegenden, phylogenetisch erst später entstandenen Teile der Gaumenbrücke, sein könnte, und auch nach meiner Ansicht ist. Wir wissen, daß vielfach in der Ontogenese des Individuums Teile, welche phylogenetisch jünger sind als andere, dennoch früher angelegt und schneller ausgebildet werden als jene anderen älteren, und suchen und finden die Erklärung dieser Erscheinung in dem Grade der funktionellen Bedeutung der schneller herangebildeten Teile für den erwachsenen Organismus. C. Rabl hat dies (1903, p. 185, und 1910, Einleitung, p. XXVII) „das Gesetz der Beeinflussung der individuellen Entwicklung durch funktionelle Anpassung" genannt und Beispiele zur Erläuterung desselben angeführt. Solche Beispiele habe auch ich schon wiederholt angegeben (z. B. 1907, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., p. 442, Anm. 1, den rudimentären Vomer der *Podocnemis* betreffend; ferner 1910, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 13, p. 122—130, die Zunge der Mammalia, das Gehirn, Parasphenoid und die Lungen der Schlangen betreffend) und sind auch sonst in der Literatur nicht selten anzutreffen. Unter dieses Gesetz wäre also auch die angegebene Erscheinung in der Gaumenentwicklung der Schildkröten einzureihen. Übrigens sagt Seydel (1896, p. 460 und 470), seine Befunde rechtfertigten den Schluß, „daß die Abschnürung des Nasenhöhlenlumens durch Verschluß des Einführungsspaltes (der ursprünglichen Nasengrube oder Nasenmundrinne, H. F.) in der Nähe des vorderen Endes der eingesenkten Riechgrube beginnt", d. h. aber im Bereiche des vordersten Teiles des späteren Cavum nasi proprium, also an einer Stelle, an welcher wir auch bei *Hatteria* noch einen Teil, nämlich den hintersten Teil, des primitiven Gaumens vorfinden, und daß sich dann von hier aus die Abschnürung „schnell nach hinten unter Bildung eines Bodens für das Cavum nasale ausdehnt; daß der gleiche Vorgang" dagegen „langsamer auch nach vorn fortschreitet" und hier allmählich zur Bildung des Bodens des zuvor als Rinne bestehenden

Einführungsganges führt. — Kurz zusammengefaßt, wäre also bei *Chrysemys* die Sache so: im Bereiche des vordersten Teiles der Anlage des Cavum nasi proprium entsteht der erste Teil der Gaumenbrücke und schreitet von hier aus (schneller) nach hinten, unter dem Cavum nasi proprium, (langsamer) nach vorn unter der dadurch zum Einführungsgange werdenden Rinne fort. Legt man der Vergleichung die *Hatteria*-Verhältnisse zugrunde, so wäre nur der erste, unter dem vordersten Teile des späteren Cavum nasi proprium entstehende Abschnitt, + dem von hier aus in der Richtung nach vorn zu entstehenden Boden des Einführungsganges (Aditus, Atrium) als primitiver Gaumen aufzufassen und zu bezeichnen, dagegen derjenige Teil, welcher, rückwärts von jener ersten Brücke, die Hauptmasse des späteren Bodens des Cavum nasi proprium bildet, schon nicht mehr zu dem primitiven Gaumen zu rechnen. Denn bei *Hatteria*, bei welcher doch zweifellos ein primitiver Gaumen vorhanden ist, fehlt ja ein Boden des Cavum nasi proprium in der Hauptsache fast vollständig und an der Stelle eines solchen liegt die Choanenspalte (Textfig. 42, 43 und 55, p. 182 und 204). Jener den Hauptteil des Cavum nasi proprium der Schildkröten nach unten abschließende Boden wäre, ebensogut wie der Boden des Choanenganges (Ductus nasopharyngeus), phylogenetisch, bereits ein sekundäres Gebilde, also im Sinne der Seydel'schen Nomenklatur als „sekundärer Gaumen", bezw. als Teil desselben, zu bezeichnen. Und dieser unter dem Cavum nasi proprium gelegene Teil könnte in Parallele gestellt werden zu jener bei *Lacerta* vorhandenen, an den primitiven Gaumen caudalwärts anschließenden, sich über einen großen Teil des Bereiches des Cavum nasi proprium erstreckenden sekundären Bodenbrücke, durch deren Entstehung und Anwesenheit der vordere Teil der Choanenspalte zur Choanenrinne umgewandelt wird (Textfig. 56 und 57, p. 204); und weiter verglichen werden demjenigen Gaumenteile des *Tropidonotus*, welcher, ebenfalls als sekundäre Bildung, im Anschlusse an den primitiven Gaumen, als Boden des Cavum nasi proprium entsteht (s. meine Angaben darüber aus 1911, Anatom. Anz., Bd. 38). — Nach dem Gesagten bedarf es nun keiner weiteren Rechtfertigung mehr, wenn ich die von Seydel bei seinem *Chrysemys*-Embryo No. III (s. Textfig. 149, p. 212) als Rest des Einführungsspaltes bezeichnete Öffnung im caudalen Teile des Cavum nasi proprium bereits als primitive Choane bezeichne, wenn ich also diese Bezeichnung bereits auf solch junger Stufe der Entwicklung benütze; denn nach der Vergleichung mit dem *Hatteria*-Dauerzustande handelt es sich hier wirklich um die primitive Choanenspalte. Und wenn ich den vor dieser Öffnung gelegenen Teil der Gaumenbrücke oben kurz als primitiven Gaumen bezeichnet habe, so ist, wiederum auf Grund der Vergleichung mit der *Hatteria*, zweifellos die erste Anlage des dem primitiven Gaumen, wie er bei *Hatteria* vorliegt, entsprechenden Teiles darin enthalten. Es fragt sich nur, ob man, nach der soeben gegebenen Auseinandersetzung, noch die ganze in den Schnitten A—E der Textfig. 149 (p. 212) dargestellte Gaumenbrücke zum Gebiete des primitiven Gaumens rechnen soll und darf, wie ich es oben, durch den uneingeschränkten Gebrauch des Wortes „primitiver Gaumen", scheinbar getan habe, oder nicht; ob nicht vielmehr der caudale Teil dieser Gaumenbrücke, also etwa der in den Schnitten D und E dargestellte, als bereits zum Gebiete des phylogenetisch sekundären Teiles der Gaumenbrücke gehörig aufzufassen sei, da dieser Abschnitt schon unter weiter zurückliegenden Teilen des Cavum nasi proprium gelegen ist. Auf Grund der Vergleichung mit *Hatteria* wäre wohl die letzte Frage zu bejahen. — Andererseits ist zu bemerken, daß eine ganz scharfe Grenze, wenigstens in den meisten Fällen, nicht angegeben werden kann; d. h. daß nicht gesagt werden kann, genau in diesem Schnitte hört das Gebiet des primitiven Gaumens auf, in jenem beginnt das Gebiet des phylogenetisch neu und sekundär hinzugekommenen Gaumenteiles. Das liegt daran, daß uns, neben der weniger bestimmten, aus dem topographischen Verhalten zum Cavum nasi proprium sowie zum Oberkieferfortsatze der Gesichtsanlage sich ergebenden Grenzmarke, eine weitere ganz sichere Grenzmarke, wie etwa bei *Hatteria*, *Lacerta* oder *Tropidonotus*, nicht gegeben ist: so z. B. die Ausmündungsstelle des Jacobson'schen Organes in die Mundhöhle. Diese liegt nämlich bei *Hatteria*, den Sauriern und *Tropidonotus* unmittelbar hinter dem primitiven Gaumen, am caudalen Rande desselben (s. meine früheren Darlegungen aus 1908 und 1911), und zeigt uns so, das ganze Leben des Tieres hindurch, die sichere Grenze zwischen dem primitiven Gaumen und dem sekundär hinzugekommenen Teile der Gaumenbrücke an (vergl. Textfig. 43 und 55, p. 182 und 204, von *Hatteria*, mit Textfig. 56 und 57, p. 204, von *Lacerta*). Diese vortreffliche und, wie ich urteile und glaube, ganz sichere Grenzmarke fehlt bei den Schildkröten. So kann man nur mehr im allgemeinen die vergleichend-anatomisch geforderte Grenze zwischen dem phylogenetisch alten Teile der Gaumenbrücke, dem primitiven Gaumen, und dem phylogenetisch neuen, sekundär hinzugekommenen Teile derselben bestimmen und angeben, und allgemein sagen, daß, auf Grund der Vergleichung mit dem primitivsten bekannten Amniotenzustande, demjenigen der *Hatteria*, in der Hauptsache schon der unter dem Cavum nasi proprium, als Boden desselben, gelegene Teil der Schildkröten-Gaumenbrücke, in phylogenetischer Hinsicht, als sekundärer, zu dem unter dem Atrium (Aditus) und dem allervordersten Abschnitte des Cavum nasi proprium gelegenen primitiven Gaumen neu hinzugekommener Teile aufzufassen und zu bezeichnen ist[1]. — Aus diesem

[1] Diese Ausführungen wird der Leser vielleicht in Widerspruch finden mit meiner ersten Darstellung und Auffassung aus 1907 (Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 10), in welcher ich (s. z. B. die Serienschnittabbildungen auf den Taf. 22 und 23 der Arbeit, welche oben, in den Textfig. 70—105, nach p. 208, und 106—140, nach p. 208, zum größten Teile wiedergegeben sind), auf Grund des Verhaltens des lateralen und medialen Nasenfortsatzes einerseits und des Oberkieferfortsatzes andererseits zur Gaumenbrücke und deren Zusammensetzung, in den Abbildungen der Serien zweier *Emys*-Embryonen die Bezeichnungen „primitiver Gaumen" und „sekundärer Gaumen" ganz scharf, nach Schnitten, abgegrenzt verwendet habe. Ich gebe zu, daß ich das heute nicht mehr so ohne weiteres tun würde; damals waren mir die Verhältnisse der *Hatteria* noch nicht genügend bekannt, so daß die Grundlage der theoretischen Auffassung nicht des Nutzens teilhaftig wurde, welchen die Vergleichung mit den *Hatteria*-Verhältnissen gewährt. Dennoch hat sich nichts geändert an meiner grundsätzlichen Auffassung, nämlich: daß die Schildkröten, auch *Emys*, nicht nur eine dem primitiven Gaumen der Rhynchocephalen und Saurier homologe Gaumenbrücke haben, sondern noch ein sekundär dazugekommenes Gaumenstück; daß dieses durch Verwachsung der Ränder der primitiven, beim jungen Embryo vorhandenen Choanenspalten entsteht; daß der Choanengang („Ductus nasopharyngeus") erst sekundär, eben durch die bei der Bildung des sogenannten „sekundären Gaumens" statthabende Verwachsung entsteht, und aus einem Gebiete hervorgeht, in welchem früher, beim jüngeren Embryo, Teile der Choanenspalten lagen. Auch daran halte ich, nach Borns (1879, p. 80 u. 81,

Grunde, weil eine scharfe Grenze zwischen dem Gebiete des primitiven Gaumens und demjenigen des sekundär hinzugekommenen Teiles bei Schildkröten und Schildkrötenembryonen nicht angegeben werden kann, habe ich oben, der Kürze und Einfachheit halber, die ganze vor der Choanenöffnung des *Chrysemys*-Embryos III der Seydel'schen Serie gelegene Gaumenbrücke primitiven Gaumen genannt, mir wohl bewußt, daß darin, bei Vergleichung mit *Hatteria*, vielleicht schon die Anlage eines phylogenetisch sekundären Stückes mit enthalten ist.

So bin ich denn, auf Grund der gleichen Tatsachen, in der theoretischen Auffassung doch auch zu etwas anderen Schlüssen gekommen als Seydel, welcher, wenn ich recht verstehe, nur den Boden der Choanengänge („Ductus nasopharyngei") als „sekundären Gaumen" bezeichnet, und daher nur diejenige Öffnung als Apertura nasalis interna oder primitive Choane, welche gerade in demjenigen Augenblicke Nasen- und Mundhöhle miteinander verbindet, in welchem, nach Abschluß der Bildung des Bodens des Cavum nasi proprium, die Bildung des sekundären Gaumens nach Seydel, d. h. des Bodens des Choanenganges („Ductus nasopharyngeus"), beginnt; während ich dagegen den Begriff „primitive Choane" schon auf den „Rest des Einführungsspaltes" der ursprünglichen Nasengrube oder Nasenmundrinne anwende, welcher auf jüngerer Embryonalstufe, nach Bildung der ersten Gaumenbrücke, hinter derselben noch ganz im Bereiche des Cavum nasi proprium liegt, und den Begriff „sekundäre Gaumenbrücke" bereits auf denjenigen Gaumenteil, welcher im Bereiche dieses unter dem Cavum nasi proprium der jungen Embryonalstufe gelegenen Teiles der primitiven Gaumenspalte entsteht, und nicht nur auf den Boden des Choanenganges („Ductus nasopharyngeus"). Der Unterschied kommt daher, daß Seydel, in seinen Vergleichen, von den Zuständen der Amphibien, insbesondere der geschwänzten, ausgeht, und die Schildkrötenverhältnisse aus diesen heraus erklären und mit diesen in Einklang zu bringen versucht; ich dagegen von *Hatteria*, als dem, bezüglich der Choanen und des Gaumens, mit den primitivsten Verhältnissen aller lebenden Amnioten ausgestatteten Vertreter dieser Klasse. Mein Ausgangspunkt aber erscheint dadurch mehr berechtigt als der Seydel'sche, daß die ganze Entwicklung der Nasenhöhle der Schildkröten, namentlich auf den ersten Stufen (Bildung der Nasengrube, der Nasenfortsätze, des primitiven Gaumens durch Verwachsung der Nasenfortsätze usw.), abgesehen von der Entwicklung des „Jacobson'schen Organes", durchaus Amniotencharakter trägt, welcher bekanntlich von der Entwicklungsweise der Nasenhöhle der Amphibien außerordentlich abweicht (s. darüber beispielsweise Peter's Zusammenstellung in O. Hertwig's Handbuch der Entwicklungslehre, Bd. 2, Teil 2, p. 21 und folg.). Es muß sich, meines Erachtens, in erster Linie darum handeln, festzustellen, was von den Schildkrötenverhältnissen sich auf primitive Amniotenverhältnisse zurückführen läßt bezw. von solchen abzuleiten ist, da die Schildkröten selbst in ihren Choanen und Gaumen gewiß keine primitiven Verhältnisse mehr aufweisen. Der Anschluß an die Amphibien könnte nur auf dem Wege über wirklich primitive Amniotenverhältnisse geschehen. Dabei dürfte es sich aber herausstellen, daß ein unmittelbarer Anschluß der primitivsten Amniotenverhältnisse an die Verhältnisse der heute lebenden Amphibien, soweit dieselben bis jetzt bekannt sind, wahrscheinlich nicht möglich ist.

Thäter aber wird, ehe er sich in diesen Fragen ein maßgebendes Urteil zuschreiben kann, zunächst einmal gründlich die Entwicklung der *Hatteria* studieren müssen, damit er weiß, was ein „primitiver Gaumen" ist und wie sich derselbe zur Nasenhöhle verhält. Dann wird er gründlich die Entwicklung der Saurier, Schlangen und Schildkröten studieren müssen, um zu sehen und beurteilen zu können, ob bei diesen wirklich nicht noch etwas hinzukommt, was über den an *Hatteria* gewonnenen Begriff „primitiver Gaumen" hinausgeht. Und schließlich wird er sich herbeilassen müssen, Born's, Seydel's und meine Angaben über die Entwicklung des Gaumens der genannten Formen wirklich gründlich, und unter Berücksichtigung unserer Begriffsbestimmungen und Nomenklatur, zu studieren und nachzuprüfen, und zwar an einem vollständigen embryologischen Materiale, ehe er sich für berechtigt halten kann, über unsere Angaben und Meinungen abzuurteilen; von dem selbstbewußten Tone, welchen er namentlich gegen mich anwendet, ganz abgesehen. Solange Thäter sich dazu nicht verstehen kann, wird sein Urteil über Born's und meine Angaben und Ansichten auf die Dauer keine Bedeutung gewinnen.

2. **Mammalia.** Ich möchte nun noch etwas auf den Gaumen der Säugetiere eingehen.

Ich habe früher (Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., 1908, Bd. 11, p. 225), auf Grund von Präparaten von *Talpa*, ange-

---

und Anm. 1 auf p. 81) und meinen (1908) Befunden, fest, daß man bei den Reptilien nur ein solches Gebilde als primitiven Gaumen bezeichnen darf, welches von den beiden Nasenfortsätzen, durch Verwachsung derselben, gebildet wird. Nur würde ich heute vielleicht fragen, ob alles, was die beiden Nasenfortsätze durch Verwachsung bilden, vergleichend-embryologisch als primitiver Gaumen zu bezeichnen wäre. Diese Frage scheint mir noch nicht aufgeworfen und auch noch nicht beantwortbar zu sein. Auf Grund des hier, in der vorliegenden Arbeit, mehr in den Vordergrund gestellten Punktes der topographischen Beziehungen der Gaumenbrücke zum Cavum nasi proprium wäre, nach Vergleichung mit *Hatteria*, vielleicht nicht der ganze von den Nasenfortsätzen gebildete Teil der Gaumenbrücke als primitiver Gaumen zu bezeichnen; denn, wie meine Serienschnitte der Tafeln 22 und 23 meiner Arbeit aus 1907 beweisen, erstreckt sich dieser Teil, im Gegensatze zu *Hatteria*, ziemlich weit unter der Anlage des Cavum nasi proprium caudalwärts. Danach könnte man, immer auf Grund der Vergleichung mit den erwachsenen *Hatteria*-Verhältnissen, zu der Meinung kommen, ich hätte in den abgebildeten Serienschnitten der Tafel 22 und 23 meiner Arbeit aus 1907 (*Emys* betreffend) die Bezeichnung „primitiver Gaumen" (pr. G.) nicht so weit caudalwärts reichen, die Bezeichnung „sekundärer Gaumen" (s. G.) dagegen vielleicht etwas weiter vorn beginnen lassen sollen, so den topographischen Beziehungen zwischen primitivem Gaumen und Cavum nasi proprium, wie sie sich bei der in dieser Hinsicht primitivsten Amniotenform, der *Hatteria*, ergeben (s. die Fig. 19—27 auf Taf. VII aus 1908, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol.), mehr Rechnung tragend. Doch konnte ich dies letztere damals nicht, da ich die *Hatteria*-Verhältnisse damals noch nicht genügend kannte, vor allem nicht den Wert der topographischen Beziehungen des primitiven Gaumens dieses Tieres zum Cavum nasi proprium erkannt hatte. Ich lasse also die soeben angeregte Frage für heute offen und wollte nur zeigen, daß hier ein weiteres, neues Problem von bedeutender vergleichend-embryologischer und vergleichend-anatomischer Wichtigkeit vorliegt. An der oben angegebenen grundsätzlichen Auffassung der Schildkrötenverhältnisse ändert sich dadurch aber nichts.

geben, daß auch bei den Säugetierembryonen teilweise ein Verschluß der vorderen Abschnitte der primitiven Choanen, unmittelbar caudalwärts von der Ausmündung des Jacobson'schen Organes und des Stenson'schen Ganges, vorkäme, und zwar durch Verwachsung der Oberkiefermassen mit dem Nasenseptum[1]. Ich habe dann weiter darauf hingewiesen (Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., 13. Bd., 1910, p. 109), daß dieses an die Vorgänge und Verhältnisse vieler Schildkröten erinnere. Ich finde nun bisher keinen Grund, davon abzugehen und möchte nur noch hinzufügen, daß natürlich auch die betreffenden Vorgänge in *Tropidonotus* und denjenigen Sauriern, welche in ihren Verhältnissen sich *Tropidonotus* nähern (z. B. *Varanus*), hier zur Vergleichung in Betracht kommen. So stünden also die Verhältnisse der Säuger, in der Quadrupeden- und besonders Amniotenreihe, durchaus nicht so unvermittelt da; zumal wenn man sich vergegenwärtigt, daß manche Reptilien, insbesondere Rynchocephalen und Saurier, in den von Fleischmann's Schule „Grenzleisten" (vergl. W. Sippel, a. a. O.), von mir „mediale Seitenfalten" genannten Teilen, unzweifelhafte Homologa der Gaumenfalten der Säugerembryonen besitzen (eine Homologie, welche auch Sippel [1907] vertreten hat); so daß also bei Reptilien doch die ersten Anfänge derjenigen Teile gegeben sind, welche bei den Säugern als Gaumenfalten und dann als Grundlage des sekundären Gaumens erscheinen.

Nun hat allerdings Frets (1912), und zwar ebenfalls auf Grund von Untersuchungen an *Talpa*-Embryonen, die Richtigkeit meiner Angabe über die oben wiedergegebene Art des Verschlusses im vorderen Teile der primitiven Choanen (caudal von der Ausmündung der Jacobson'schen Organe), nämlich durch Verwachsung der Choanenränder, angezweifelt; er rechnet, auf Grund seiner Präparate, jene Verwachsungsstrecke noch zum primitiven Gaumen und meint, daß ich Veranlassung hätte, nochmals meine Präparate durchzugehen. Ich habe dies getan und bin zu folgendem Ergebnisse gekommen:

1. Jene von mir angegebene, unmittelbar caudal von der Ausmündung des Jacobson'schen Organes liegende Verwachsung zwischen den Oberkiefermassen (insbesondere dem von Dursy (1869, p. 152—154) primitive Gaumenleiste genannten Teile[2] und dem Nasenseptum kommt tatsächlich bei *Talpa*-Embryonen vor. Es bleibt also meine Angabe zu Recht bestehen, und die betreffende Figur (20 a—c meiner Arbeit aus dem Jahre 1908 (Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 11, p. 223), welche ich hier wiedergebe (Textfig. 151 a—e), hätte doch auch Frets davon überzeugen können: wir sehen: in a den primitiven Gaumen (pr. G.) und das vorderste Ende der primitiven Choanen (pr. Ch.), auf dem Querschnitte in Form je einer rinnenförmigen Epithelverdickung am Munddache lateral von der Mittellinie; in b die primitive Choane nach oben in den Nasenschlauch führen und außerdem die Ausmündung (au) des Jacobson'schen Organes (Jo); welch letztere, wenn ich recht verstehe, doch auch nach Frets hinter dem primitiven Gaumen erfolgt; in c (diesen Schnitt füge ich jetzt in die Reihe der früher von mir abgebildeten Schnitte ein) die offenen, und nach oben offen in die Nasenschläuche führenden Choanenspalten gleich caudal von der Ausmündung des Jacobson'schen Organes; in d (welcher Schnitt dem Schnitte c meiner früheren Figur a—c aus 1908 entspricht), also caudal, und zwar um mehrere Schnitte caudal, von der Ausmündung des Jacobson'schen Organes und des caudalen Randes des primitiven Gaumens (welcher in a dargestellt ist), steht die primitive Gaumenleiste Dursy's oder Choanenleiste mit dem Nasenseptum, durch feste Verklebung der beiderseitigen Epithelüberzüge, in Verbindung (bei *). — Des näheren verhält sich, in der in Rede stehenden Serie, die ganze Sache so: Das Jacobson'sche Organ (Jo) mündet beiderseits, unmittelbar caudal vom primitiven Gaumen (pr. G. in a), in den Anfang der primitiven Choanenspalte (pr. Ch.) aus (Fig. b), und zwar in schräg nach unten gewendeter Richtung. Dann folgen caudalwärts: a) rechts: 3 Schnitte (von je 15 μ Dicke), in welchen die Choanenspalte nach oben zu offen in den Choanengang, also Nasenschlauch, führt (Fig. c); und darauf 4 Schnitte, in welchen die primitive Gaumenleiste oder Choanenleiste des Oberkieferfortsatzes mit dem Nasenseptum epithelial verschmolzen ist (in d), und zwar so, daß m. E. in 2 von diesen Schnitten bereits der Beginn des Mesodermdurchbruches zu erkennen ist. Caudal von diesen 4 Schnitten folgt dann wieder die offene Choanenspalte mit offenem Zugange nach oben zu (in Fig. e). b) links: Caudal von der Ausmündung des Jacobson'schen Organes folgen 3—4 Schnitte mit offener Choanenspalte und offenem Choanengange (also wie rechts), und dann 3 Schnitte, in welchen die Choane auf die gleiche Weise verlegt ist wie auf der anderen Seite. Und dann erst wieder caudalwärts offene Choanenspalte und offener Choanengang.

Meine von Frets beanstandete Angabe besteht also durchaus zu Recht, und ich bin nicht in der Lage, dieselbe zu korrigieren oder gar zurückzunehmen.

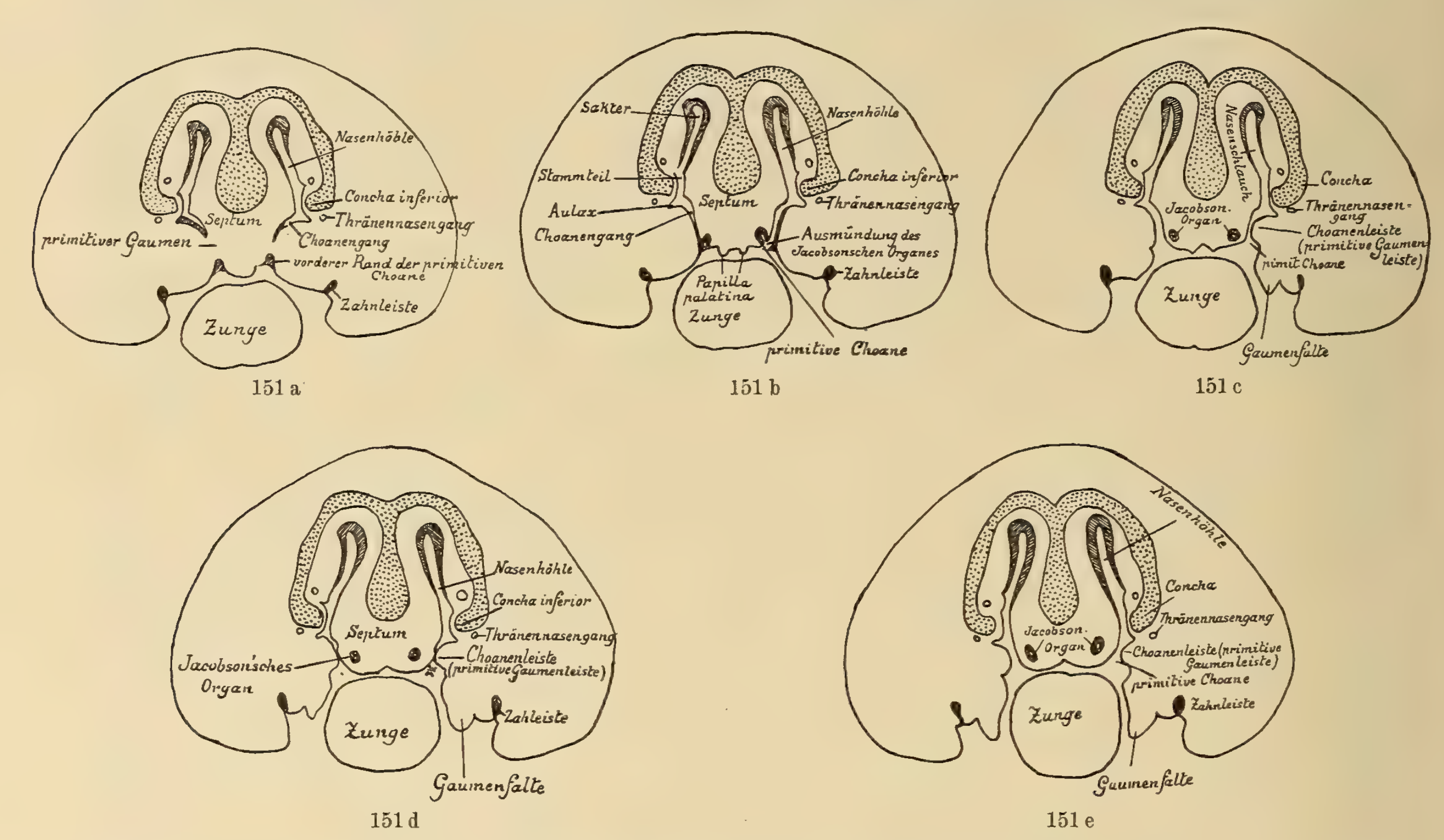
Andererseits hat mich Frets nicht richtig verstanden, wenn er sagt: „Fuchs unterscheidet also zwischen der Bildung des vorderen Drittels des Munddaches durch die Verwachsung der „Oberkiefermassen" mit dem Nasenseptum und derjenigen der beiden caudalen Drittel durch mediane Verbindung der Gaumenfortsätze." Nämlich: die hier von Frets angeführte Unterscheidung habe ich doch nicht auf die Bildung des definitiven Munddaches bezogen, sondern nur auf das Verhalten der Choanenspalten während der Entwicklung, indem ich damit nur zeigen und betonen wollte, daß die Choanenspalten in ihren vorderen Abschnitten teilweise geschlossen werden durch Verschmelzung der Oberkiefermassen (der primitiven Gaumenleisten oder Choanenleisten) mit dem Nasenseptum. Das zeigen doch auch deutlich meine Worte (p. 225, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 11, Heft 2, 1908): „Von der Verschmelzung bleiben zwei ungleich große Abschnitte der Spalten ausgespart: als weitaus größter Teil die beiden caudalen Drittel[3] und als sehr kleiner Teil das vorderste Ende usw." Dagegen habe ich doch wohl nichts davon

[1] Einen ähnlichen Verschluß an der betreffenden Stelle geben auch Fleischmann's Schüler Beecker und Sippel an. Doch scheint es, daß sie die zu diesem Verschlusse führenden Vorgänge vielleicht etwas anders verlaufen lassen als ich es, auf Grund meiner Präparate, getan habe, was auch Frets gegen mich hervorhebt (vergl. Beecker in Morphol. Jahrb., 1903, 31. Bd., Heft 4, p. 612 und W. Sippel, Morphol. Jahrb., 1907, 37. Bd., Heft 2 u. 3, p. 506—508, 512 und 517—518 u. s. f.).

[2] Besser als „primitive Gaumenleiste" wäre wohl die Bezeichnung „Choanenleiste", weil die Leiste im Bereiche der primitiven Choane liegt (vergl. Textfig. 151 c, d, e), unmittelbar über derselben an der lateralen Wand des absteigenden Choanenganges. Ich schlage daher mit Inouye (1912, Anat. Hefte, Bd. 46) die Bezeichnung „Choanenleiste" vor.

[3] Die Worte „die beiden caudalen Drittel" würde ich jetzt durch andere ersetzen: etwa durch „die caudalen Abschnitte".

gesagt, daß in der Gegend jener Verschließung der Choanenspalten das definitive oder sekundäre Munddach n u r durch jene Verschmelzung zwischen den Choanenleisten und dem Nasenseptum gebildet würde und nicht auch durch die Gaumenfalten und deren sekundäre Verschmelzung. Im Gegenteile: ich habe ja in den Figuren aus dieser Gegend (vergl. z. B. Fig. 20 c auf p. 223 meiner soeben erwähnten Arbeit von 1908, und Textfig. 151 d auf p. 218 der vorliegenden Arbeit) die Gaumenfalten (p. p.) abgebildet und in meiner Arbeit von 1910 (Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 13, Heft 1) ihre Verwendung zur Bildung des secundären Munddaches auch in dieser Gegend beschrieben und diesen Vorgang an Abbildungen erläutert (vergl. z. B. Fig. 3 und 5 auf p. 102 und Fig. 9 auf p. 103 dieser Arbeit). Und nur die Gegend der Papilla palatina (Choanenpapille, B e e c k e r) leite auch ich von dem primären Munddache ab, gleichwie die neben der Papille mündenden Stenson'schen Gänge von den primitiven Choanen; so wie



Textfig. 151 a—e. 5 Querschnitte durch den vorderen Teil der Nasenhöhle eines Embryos der *Talpa europaea* von etwa 10 mm Scheitelsteißlänge. Zur Demonstration des Verschlusses des vordersten Teiles der primitiven Choane, caudal von der Ausmündung des Jacobson'schen Organes, durch Verwachsung der Choanenleiste (primitiven Gaumenleiste D u r s y's) mit dem Nasenseptum. a geht durch den caudalen Rand des primitiven Gaumens im Bereiche des vorderen Randes der primitiven Choanenspalte. b liegt 3 Schnitte (von je 15 μ Dicke) caudal von a und geht durch die Ausmündung des Jacobson'schen Organes in die Choanenspalte; letztere nach oben in die Nasenhöhle führend. c liegt 2 Schnitte (von je 15 μ Dicke) caudal von b und zeigt die Choanenleiste (primitive Gaumenleiste D u r s y's) und die Choanenspalte nach oben offen in die Nasenhöhle führend. d liegt 3 Schnitte (von je 15 μ Dicke) caudal von c und zeigt (bei *) die Choanenleiste mit dem Nasenseptum in Verwachsung begriffen, und zwar in epithelialer Verklebung (mit beginnendem Mesoderm-Durchbruche bei starker Vergrößerung). e liegt 4 Schnitte (von je 15 μ Dicke) caudal von d, zeigt die Choanenleiste und die Choanenspalte wieder offen und nach oben in die Nasenhöhle führend. — Vergrößerung etwa 25fach.

dies bereits G e g e n b a u r (Vergl. Anat., Bd. 1, p. 971—976), T i e m a n n (Verhandl. der physikal.-medicin. Gesellsch. zu Würzburg. Neue Folge, Bd. 30, 1896), B e e c k e r (Morpholog. Jahrb., Bd. 31, Heft 4, 1903) und andere getan haben. So besteht also, in dieser Hinsicht, gar kein Gegensatz zwischen den anderen Forschern, insonderheit F r e t s, und mir.

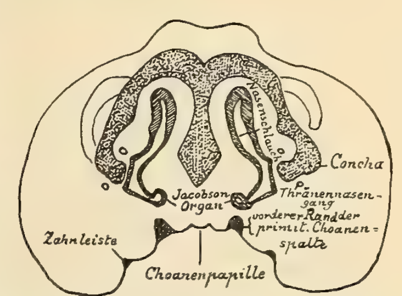
2. Die Art und Weise der Ausmündung der Jacobson'schen Organe kann bei den Embryonen der in Rede stehenden Stufe, bei sonst gleicher Organisation in der Gaumenanlage, variieren.

Ich habe vorhin, für den ersten Fall, angegeben, daß die Jacobson'schen Organe, unmittelbar hinter dem caudalen Rande des primitiven Gaumens, ausmünden, und zwar n a c h u n t e n z u, in das Vorderende der Choanenspalten hinein (Textfig. 151 b, p. 218). Daneben gibt es nun, wie es scheint, a u f g l e i c h e r S t u f e d e r E n t w i c k l u n g, Fälle, in welchen dies anders ist, wie ich dies früher schon einmal hervorgehoben habe (s. die Anmerkung auf p. 223 meiner Arbeit aus 1908, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 11): hier münden die Jacobson'schen Organe n i c h t n a c h u n t e n, n i c h t d i r e k t i n d i e C h o a n e n s p a l t e n aus, sondern etwas nach vorn von der Ebene des Vorderendes der Spalten und etwas höher oben,

in die Nasenschläuche selbst, in den Choanengang (Textfig. 152, p. 219). In diesem Falle scheint sich der primitive Gaumen, unterhalb der Ausmündung der Jacobson'schen Organe, noch etwas caudalwärts zu erstrecken, also caudalwärts über die Ebene der Ausmündung der Organe hinaus. Dies wäre dann auch bei dem *Talpa*-Embryo der Fall, welchen Frets (in Fig. 62 auf p. 453 seiner Arbeit) gegen meine (oben, sub 1, wiederholte und durch die Fig. 151 a—e, p. 218, erläuterte) Angabe abbildet; welcher aber, nach dem Gesagten, nicht mit den Verhältnissen des von mir abgebildeten Embryos (s. Fig. 151, p. 218) verglichen werden kann, kein Gegenargument gegen meine Angabe ist und dieselbe nicht widerlegen kann: denn es gibt eben hier offenbar Variationen in den Entwicklungsvorgängen; vorausgesetzt, daß es sich hier wirklich um 2 verschiedene Entwicklungsweisen, und nicht um 2 verschiedene Stufen des gleichen Entwicklungsvorganges handelt; worüber gleich noch mehr. Die von mir oben noch einmal beschriebene und in Textfig. 151 d (p. 218) dargestellte Verwachsungsstrecke gehört nicht, wie Frets vermutet, zum primitiven Gaumen, worüber die Textfig. 151 a—e nicht den geringsten Zweifel läßt: die Strecke liegt caudal von der Ausmündung der Jacobson'schen Organe (vergl. Textfig. 151 b—e); und die Verhältnisse sind offenbar nicht die gleichen wie in Frets' Textfig. 62 (auf p. 455 seiner Arbeit) und daher nicht mit denselben direkt zu vergleichen.

Ich kann hier allerdings folgende Vermutung nicht unterdrücken.

Es fragt sich nämlich, ob der in Textfig. 152 (p. 219) dargestellte Zustand nicht einfach als eine aus dem Zustande der Textfig. 151 a—d hervorgegangene höhere, weiter fortgeschrittene Stufe der Entwicklung des Gaumens aufzufassen ist; also: ob hier nicht einfach zwei verschiedene Phasen, zwei verschieden alte und verschieden weit fortgeschrittene Stufen des gleichen Entwicklungsprozesses vorliegen. In der Tat wäre diese Ableitung des Zustandes der Textfig. 152 (p. 219) sehr leicht, wenn man sich vorstellt, daß die in Textfig. 151 d eingeleitete Verwachsung der primitiven Gaumenleiste mit dem Vomerpolster sich nach vorn zu, in Textfig. 151 c und b hinein, fortgesetzt hat; ein Vorgang, durch welchen dann auch dieser vorderste Teil der Choanenspalte (in Textfig. 151 c und b) verlegt und verschlossen würde und die Ausmündung des Jacobson'schen Organes dann nicht mehr in diesen Teil der Choanenspalte einmünden könnte, sondern in den Nasenschlauch selbst einmünden müßte. — Ich vermute, daß sich die Sache wirklich so verhält. Doch ist mein Serienmaterial nicht ausreichend, um dies entscheiden zu können. Weshalb ich es nur vermutungsweise ausspreche. Jedenfalls aber liegt hier ein, so viel ich sehe, bisher noch nicht erkanntes Problem vor.



Textfig. 152. Querschnitt durch den Kopf eines Embryos der *Talpa europaea* von 6,75 mm Scheitelsteißlänge im Bereiche der Ausmündung des Jacobson'schen Organes in die Nasenhöhle und des vorderen Randes der Choanenspalte. Zur Demonstration der Art und Weise der Ausmündung des Jacobson'schen Organes. Man vergleiche damit die Art und Weise der Ausmündung des Organes in Textfig. 151 b und achte auf die Verschiedenheit derselben in beiden Fällen. — Vergrößerung etwa 25fach.

Daß der Embryo der Textfig. 152 (p. 219) kleiner ist als derjenige der Textfig. 151 (p. 218), spricht nicht gegen meine Vermutung. Die äußere Körpergröße hält nicht immer gleichen Schritt mit dem Entwicklungsfortschritte der inneren Organe.

3. Es scheint sich nun weiter herausgestellt zu haben, daß die früher von mir beschriebene und oben, sub 1, wiederholte und nochmals begründete Art und Weise der Verschließung der betreffenden Choanenabschnitte caudal von der Ausmündung der Jacobson-schen Organe, d. h. durch Verwachsung der Choanenleisten (primitiven Gaumenleisten) mit dem Nasenseptum, nur ein Modus, nicht schlechthin der Modus, ist, in welchem jener Verschluß erfolgen kann; daß es also neben demselben noch einen zweiten Modus gibt. Dieser zweite Modus scheint, wenn man die Literatur durchsieht, sogar die Regel zu sein, und besteht darin, daß hinter den Stellen, welche als Öffnung des Stenson'schen Ganges in die Mundhöhle aus dem vordersten Teile der Choanenspalten ausgespart werden, die etwas schräg gestellten Gaumenfalten an das Vomerpolster, bezw. den ventralen Rand des Nasenseptums, anstoßen und mit demselben verschmelzen und verwachsen; ein Vorgang, durch welchen die primitiven Choanenspalten hier auf eine Strecke weit verlegt werden. Diese Art der Verschließung entspricht der von Beecker (1903) und Sippel (1907, Morphol. Jahrb., Bd. 37, Heft 2 und 3) beschriebenen Art. Ich muß also Frets darin recht geben, daß dasjenige, welches ich früher beschrieben und oben (sub 1) aufrecht gehalten und nochmals begründet habe, nicht das gleiche ist wie das von Sippel Angegebene.

Nach dem Gesagten kommen also im Gebiete der Stenson'schen Gänge offenbar Varianten in den zur Ausbildung des fertigen Munddaches führenden Vorgängen vor, wie ja auch Frets selbst Variationen in der Bildung des sekundären Gaumens beim Hunde hervorhebt.

Auf alle Fälle aber bleibt das Vorkommen der von mir früher angegebenen und abgebildeten (siehe auch oben Fig. 151, p. 218) Art und Weise der Verschließung eines bestimmten Teiles der vorderen Choanenspaltenabschnitte, caudal vom primitiven Gaumen und der Ausmündung der Jacobson'schen Organe, bestehen und wird nicht dadurch widerlegt, daß es daneben noch eine zweite Art der Verschließung gibt und daß diese zweite Art, wie es scheint, die Regel bildet.

Man kann nun fragen, ob nicht etwa manchmal beide Verschließungsarten, an einem und demselben Objekte, gleichzeitig nebeneinander vorkommen. Es dünkt mir dies nicht unwahrscheinlich; doch kann ich darüber bis jetzt nichts aussagen, da mir ganz sichere Beobachtungen fehlen. Weiter: ob jene Verschiedenheit in der Art und Weise der Verschließung etwa in Zusammenhang steht mit Verschiedenheiten in der Art und Weise der Ausmündung der Jacobson'schen Organe. — Es sind also hier noch Fragen zu beantworten und darauf wollte ich vor allen Dingen hinweisen.

Ich habe nun in meiner früheren Arbeit (1908), in welcher ich ja, wie Frets richtig bemerkt, die Entwicklung des sekundären Gaumens der Säuger nur in allgemeinen, groben Zügen dargestellt und benützt habe, um, bei Vergleichung mit den Reptilien, gewisse gröbere Homologien festzustellen, ausschließlich den ersten jener beiden Modi, den damals von mir zum ersten

Male angegebenen, oben (sub 1) verteidigten Modus des Choanenverschlusses (im vorderen Teile der Spalten) herangezogen und verwertet; und zwar deswegen, weil mir derselbe damals als der ursprünglichste Vorgang erschien und als am geeignetesten, an Reptilzustände anzuknüpfen. Wie ja jedenfalls nur diese Art Choanenverschließung in Betracht kommt zur Vergleichung mit den betreffenden Vorgängen bei gewissen Sauriern, *Tropidonotus* und vielen Schildkröten. Und während die Ähnlichkeit mit den betreffenden Vorgängen bei den in Betracht kommenden Sauriern und *Tropidonotus* sofort in die Augen springt, ist sie bei Vergleichung mit den Schildkröten nicht so ohne weiteres zu erkennen, und zwar deswegen nicht, weil diesen Tieren eine Ausmündung Jacobson'scher Organe in die Mundhöhle, und damit die wichtigste Grenzmarke, fehlt.

So hoffe ich denn, daß damit die (zumeist ja nur scheinbaren) Differenzen zwischen Frets und mir, in befriedigender Weise, beseitigt sind.

Und nun noch einen anderen Punkt.

Bekanntlich liegen, bei den Säugerembryonen, die Gaumenfalten, die Grundlage des späteren sekundären Gaumens, zunächst seitlich neben der Zunge (Textfig. 151 e und Textfig. 153, p. 218 u. 220), der fertige sekundäre Gaumen aber über der Zunge. Draus folgt, daß die Gaumenfalten, im Verlaufe der Entwicklung, eine Umlagerung erfahren müssen; derart, daß sie aus ihrer, der Senkrechten genäherten Lage neben der Zunge in eine horizontale Lage über der Zunge gebracht werden[1]. Die Notwendigkeit dieser Umlagerung ist besonders von His (1901, Abhandlungen der mathematisch-physikalischen Klasse der Kgl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, Bd. 27, No. III, p. 349—389) eingehend dargetan, später von Schorr (Anatom. Hefte, 1908, Bd. 36, p. 69—106), mir (Zeitschr. f. Morpholog. u. Anthropolog., Bd. 13, Heft 1, 1910), Frets (a. a. O.) und Inouye (Anatom. Hefte, 1912, Bd. 46, Heft 1, p. 1—184) anerkannt, dagegen besonders von Pölzl (Anatom. Hefte, 1905, Bd. 27, p. 243—283) und Pohlmann (Morpholog. Jahrb., Bd. 41, Heft 4, 1910) bestritten worden; indessen kann es nach den neueren Untersuchungen nicht mehr zweifelhaft sein, daß eine Umlagerung wirklich erfolgt[2].



Textfig. 153. Querschnitt durch den Kopf eines Embryos der *Talpa europaea* von etwa 10 mm Scheitelsteißlänge (die gleiche Serie wie in Textfig. 151), im Bereiche etwa der Mitte der Choanenspalte. Vergrößerung etwa 16fach. Zur Demonstration der Lage der Gaumenfalten (*pp*), d. h. der Anlage des sekundären Gaumens, seitlich neben der Zunge (*Z*). *Au* = Aulax des Nasenschlauches. *Chg* = Choanengang. *d* = Zahnleiste. *Jo* = Jacobson'sches Organ. *M* = Maxillare. *ok* = Oberkiefer. *p. m.* = Processus medialis s. palatinus des Maxillare. *pp* = Gaumenfalte. *pr. Ch.* = primitive Choane. *S* = Septum nasi. *Sa* = Sakter des Nasenschlauches. *Stt* = Stammteil des Nasenschlauches. *Thg* = Tränennasengang. *Z* = Zunge. × Rinne an der Wurzel der Gaumenfalte (*pp*). * Choanenleiste oder primitive Gaumenleiste nach Dursy.

Ich habe nun früher ausführlich die Frage erörtert, wie und wodurch es möglich wird, daß die ursprünglich seitlich neben der Zunge gelegenen Gaumenfalten sich über dieselbe erheben und, zwecks gegenseitiger medianer Verschmelzung, in die Horizontale einstellen können, also das durch die Zunge den Gaumenfalten anfangs gegebene Hindernis weggeräumt werde.

His erkannte dazu als notwendig ein Ausweichen der Zunge, und dieses Ausweichen ließ er „durch aktive Muskelkontraktionen, d. h. durch Senken des Unterkiefers und durch Bewegungen der Zunge eingeleitet werden"; also nicht nur Kontraktionen der Zungenmuskulatur, sondern auch der den Unterkiefer herabziehenden Muskeln.

Ich selbst habe die Frage folgendermaßen beantwortet: Ich unterscheide scharf mehrere Vorgänge. 1. Die von His geforderte Senkung des Unterkiefers und das mit derselben verbundene Ausweichen der Zunge. Ich habe die Notwendigkeit derselben anerkannt, sie aber nicht, wie His, durch aktive Muskelkontraktionen, welche ich zu dieser frühen Zeit nicht für wahrscheinlich oder möglich erachtete, zustande kommen lassen, sondern als Wirkung des Längenwachstums der Zunge und der dadurch hervorgerufenen Entfernung des Untergesichtes oder Unterkiefergebietes vom Obergesichte oder Oberkiefergebiete, welche bis zur Öffnung der Mundspalte, in der dann die Zunge erscheint, gehen kann: indem die Zunge, infolge ihres Längenwachstums sich notgedrungen nach vorne besonders stark ausdehnend, sich zwischen die Kieferanlagen eindrängt, dabei meist sogar die Mundspalte sprengend, muß sie eine Rotation, d. h. Senkung des Unterkiefers oder Unterkiefergebietes nach unten bewirken. Indem nun weiter die Zunge, am Unterkieferbogen befestigt, diese Senkung mitmacht, weicht sie von der Schädelbasis zurück, entfernt sich aus dem Raume zwischen den Gaumenfalten und beseitigt so selbst das durch ihre Lage zwischen den Gaumenfalten

[1] Nur der allerhinterste, im Bereiche der Tubenmündung gelegene, von Inouye entdeckte Teil der Gaumenfalte steht nach diesem Autor von allem Anfange an mehr horizontal.

[2] Pohlmann's Ansicht, daß die Gaumenfalten (von Pohlmann „Grenzleisten" genannt) überhaupt nicht die Anlage des sekundären Gaumens darstellen, kann als endgültig widerlegt gelten; auch wenn Fleischmann diese „ketzerische" Ansicht ganz neuerdings wieder, durch einen weiteren Schüler, nämlich Löhle, wiederholen läßt. Diese Arbeit Löhle's (1913) ist erst erschienen, nachdem ich die obigen Ausführungen längst abgeschlossen hatte. Ich trage daher nur soviel nach. Auch Löhle's Arbeit bringt ebensowenig wie diejenige Pohlmann's irgend einen stichhaltigen Beweis für die Behauptung, daß die Gaumenfalten (Gaumenplatten, Gaumenfortsätze) gar nicht die Grundlage des sekundären Gaumens seien und auch keine Umlagerung erführen. Daß die Dursy-His'schen Gaumenfalten oder Gaumenplatten wirklich die Anlage des sekundären Gaumens der Säuger sind, geht mit Sicherheit daraus hervor, daß schon zu der Zeit, in welcher dieselben noch seitlich neben der Zunge liegen, die

der Umlagerung der Platten zunächst entgegenstehende Hindernis. Alle diese Vorgänge: Längenwachstum der Zunge, die dadurch bedingte Senkung des Unterkiefers, und das damit verbundene Ausweichen der Zunge, bezeichne ich als Vorbedingung der Möglichkeit der Umlagerung der Gaumenfalten.

2. Die Umlagerung der Gaumenfalten selbst, als Hauptvorgang. Sie sollte, nach Erfüllung der (soeben nochmals) genannten Vorbedingungen, bewirkt werden durch aktive Betätigung der Gaumenfalten, so wie es bereits Schorr angegeben hatte: indem die Gaumenfalten einem ungleichen Wachstume unterliegen, derart, daß an ihrer Basis oder Wurzel, auf der unteren (lateralen) Seite, ein stärkeres Wachstum stattfindet, müssen schließlich ihre medialen, abwärts gerichteten Teile nach oben gehoben oder rotiert werden.

Ausweichen der Zunge und Umlagerung der Gaumenfalten sollten streng koordiniert sein; die Umlagerung schließlich, nach vorausgegangener Vorbereitung und Erfüllung aller erforderlichen Faktoren, plötzlich erfolgen, auf beiden Seiten gleichzeitig.

Gegen diese Auffassung oder Teile derselben sind Einwendungen erhoben worden: von Pohlmann (a. a. O.), Frets (a. a. O.) und Inouye (Anatom. Hefte, 1912, 46. Band, p. 1—184).

Auf Pohlmann's Einwand brauche ich nicht einzugehen: er hängt mit seiner Behauptung und Meinung zusammen, daß die Gaumenfalten überhaupt nicht die Anlage des sekundären Gaumens wären; welches sicher falsch ist.

Frets stimmt in vielem mit mir überein. So hält auch er die von His angenommenen Muskelkontraktionen für unwahrscheinlich. Aber meine Vorstellung, daß der Zunge beim ganzen Prozeß der Gaumenentwicklung eine wichtige Rolle zukäme, bekämpft er, und zwar mit dem Hinweis, daß „bei sämtlichen auf die Umbildung sich beziehenden Affenembryonen, welche in Keibel's Arbeit (1906) abgebildet sind", „die Zunge in der Mundhöhle" liegt (p. 460).

Dazu bemerke ich: Es ist doch nicht richtig, daß ich der Zunge bei der Umlagerung selbst eine Rolle beimesse: diese Umlagerung lasse ich ja, gleich Schorr und Frets selbst, durch aktive Betätigung der Gaumenfalten, d. h. durch ungleiches Wachstum derselben an verschiedenen Stellen, bewirkt werden; ich messe der Zunge doch nur bei der notwendigen Erfüllung der Vorbedingungen zur Möglichkeit der Umlagerung die führende Rolle zu, d. h. bei der Wegräumung des durch ihre Lage zwischen den Gaumenfalten diesen bei der Umlagerung zunächst gesetzten Hindernisses, kurz: bei dem notwendigen Aus-

---

Nervi palatini (pterygopalatini descendentes) in die Platten einstrahlen und sich in denselben ausbreiten. Ich habe das schon früher (1910, Zeitschr. f. Morphol. und Anthrop., Bd. 13, Textfig. 7 und 8, p. 102. n. p.) abgebildet und gegen Pohlmann hervorgehoben (1911, Anatom. Anz., Bd. 38, p. 636 und 637). Inouye hebt nun (1912, Anat. Hefte, Bd. 46, p. 22) das gleiche gegen Pohlmann hervor und macht zugleich noch darauf aufmerksam, daß auch die späteren Arterien des sekundären Gaumens bereits in den neben der Zunge gelegenen Gaumenplatten vorhanden sind, wie dies auch aus zahlreichen Abbildungen Inouye's hervorgeht; z. B. seiner, hier von mir in Textfig. 154 (p. 221) wiedergegebenen Fig. 58 (auf p. 153 seiner Arbeit) aus der Serie seines vierten Mausembryostadiums. Hier liegt die eine (rechte) Gaumenfalte bereits über der Zunge, die andere (linke) noch neben derselben: in beiden sieht man den Nervus palatinus anterior (*Npa*) und die Arteria palatina anterior (*Apa*). Kann da noch ein Zweifel aufkommen, daß die Gaumenfalten wirklich die Anlage des sekundären Gaumens sind? Warum achten Fleischmann's Schüler auf diese Gefäß- und Nervenverhältnisse nicht? Sind die denn etwa irrelevant? Und nun möchte ich noch auf einen weiteren Punkt aufmerksam machen. Bekanntlich zeigt die Schleimhaut des harten Gaumens der Säugetiere eigentümliche, transversale Verdickungen, die sogenannten Gaumenleisten (rugae palatinae). In zahlreichen Figuren der Arbeit Inouye's (z. B. Fig. 32, p. 101; Fig. 53, p. 148; Fig. 57, p. 152 usf.) sind diese Leisten auf der Unterseite der Gaumenplatten als wohlentwickelt schon zu einer Zeit zu sehen, in welcher die Platten noch seitlich neben der Zunge liegen. — Mit diesen Beobachtungen ist Fleischmann's und seiner Schüler Ansicht endgültig widerlegt und keine noch so bestimmte Verwerfung der „herrschenden" Ansicht durch Fleischmann's Schule kann diese Ansicht als irrtümlich, und Fleischmann's und seiner Schule „ketzerische" Ansicht als richtig und berechtigt erweisen: die letztere Ansicht ist ganz sicher falsch.

Textfig. 154. Querschnitt durch den Kopf eines Mausembryos mit in Umlagerung begriffenen Gaumenfalten (*Gp*). Nach Inouye (1912, Anatom. Hefte. Bd. 46. p. 153) Stadium IV der Untersuchungsreihe Inouye's. Die linke Gaumenplatte liegt bereits über der Zunge, die rechte Gaumenplatte liegt noch seitlich neben der Zunge. (Das Nähere s. bei Inouye, 1912 b, p. 152 und 153). *Apa* = Arteria palatina anterior. *G* = Gehirn. *Gp (h)* = dem harten Gaumen angehörende Gaumenplatte. *Jo* = Jacobson'sches Organ. *Mx* = Maxilla. *Nk* = knorpelige Nasenkapsel. *Npa* = Nervus palatinus anterior. *Ns* = Nasenseptum. *Z* = Zunge. Vergrößerung = 24fach.

Ebenso unnötig ist Pohlmann's und Löhle's Polemik dagegen, daß die Autoren außerhalb der Fleischmann'schen Schule von „Gaumenfortsätzen", „Gaumenfalten" oder „Gaumenplatten" sprechen. Diese Bezeichnungen sind durchaus zutreffend. — Daß die Gaumenplatten, wenn sie, woran nicht gezweifelt werden kann, wirklich die Anlage des sekundären Gaumens sind, eine Umlagerung erfahren müssen, ist klar und selbstverständlich, da sie ursprünglich neben der Zunge liegen.

weichen der Zunge und der hierzu wieder notwendigen Senkung des Unterkiefers, welche beiden Vorgänge His eben durch Muskelkontraktionen (die aber auch Frets bestreitet) bewirkt werden ließ.

Frets hat, in seiner Darstellung gegen mich, die beiden von mir scharf getrennten Vorgänge: 1. Wegräumung des durch die Zunge ursprünglich gesetzten Hindernisses, 2. Umlagerung der Gaumenfalten, nicht genügend auseinandergehalten.

Was nun den Hinweis auf die in Keibel's Arbeit verwerteten Affenembryonen betrifft, so kann derselbe, m. E., meine Auffassung nicht entkräften: eine Senkung des Unterkiefers tritt auch schon dann ein, wenn die Zunge sich vorn zwischen die Alveolarfortsätze der Ober- und Unterkieferfortsätze einschiebt, also noch bevor sie aus der Mundhöhle heraustritt. Es wäre durchaus möglich, daß bei manchen Formen dieser Grad der Unterkiefersenkung schon genügt, um die Zunge in dem erforderlichen Maße aus der Gaumenrinne zu entfernen. Denn der Grad des notwendigen Maßes der Unterkiefersenkung hängt offenbar von verschiedenen Faktoren, wie: Dicke und Höhe der Zunge, Länge der Gaumenfalten, usf., ab. Außerdem habe ich selbst früher angegeben, daß der Grad der Kiefersenkung überhaupt bei den verschiedenen Säugerformen offenbar verschieden ist. So ist sie, soweit meine Erfahrung reicht, auch bei Menschenembryonen relativ gering, jedenfalls die konsekutive Öffnung der Mundspalte.

Und, nebenbei bemerkt, um diese Variabilität des Grades der Unterkiefersenkung und des Heraustretens der Zunge aus der Mundspalte, sowie die eigentümliche Form, welche die Zunge in den älteren Embryonalstufen mancher Säuger, z. B. der Katzen, annimmt[1], zu illustrieren, und lediglich nur dazu, habe ich, in meiner Arbeit von 1910 (Zeitschr. f. Morphol. u. Anthrop., Bd. XIII), die Katzenköpfe der Figuren 22—27 (p. 112—113) gezeichnet und sie neben die vorausgegangenen Abbildungen von Menschen-, Kaninchen- und Igelembryonen gestellt, was doch aus meinem Texte deutlich hervorgeht; nicht etwa, wie man nach gewissen Einwendungen Pohlmann's und Frets' (Nachtrag: auch Löhle's, p. 632) annehmen sollte, zu dem Zwecke, gerade an ihnen allein eine Beteiligung der Zunge am Prozesse der Gaumenumlagerung zu erweisen; Pohlmann und Frets heben nämlich hervor, daß dazu die betreffenden Katzenembryonen wohl zu alt seien, da bei ihnen die Gaumenumlagerung wohl schon erfolgt gewesen sei. Ich kann diese letzte Vermutung für die beiden älteren der betreffenden Katzenembryonen durchaus als richtig bestätigen; aber das wußte ich sogar seinerzeit, denn ich habe die Köpfe in Serienschnitte zerlegt. Allein ich habe ihre Abbildungen doch auch in erster Linie nicht zu dem von Pohlmann und Frets angegebenen Zwecke gegeben; und nur ganz allgemein sollten sie beitragen zur Bekräftigung meiner Ansicht, daß normalerweise immer das nötige Maß der Entfernung von Ober- und Unterkiefer erreicht wird, um das Ausweichen der Zunge zu ermöglichen, und daß jene Entfernung, welche eben durchaus nicht dann haltmachen muß, wenn die Zunge ausgewichen ist, bei den einzelnen Formen in der Größe wechselt.

So komme ich also zur Ansicht, daß durch Frets' Einwand meine Auffassung nicht als unrichtig dargetan ist.

Inouye hat ebenfalls, in seiner auf eingehenden Untersuchungen an *Talpa*- und Mausembryonen gegründeten Arbeit (Anatom. Hefte, 1912, Bd. 46, Heft 1). die Frage der Umlagerung der Gaumenfalten behandelt. Er stimmt, in seinen Ansichten, im wesentlichen der His'schen Theorie zu, also auch mit mir in vielem überein. Doch läßt er meine Ansicht, daß die zum Ausweichen der Zunge notwendige, bereits von His geforderte Senkung des Unterkiefers, d. h. Entfernung der beiden Kiefer voneinander, vornehmlich durch das Längenwachstum der Zunge bedingt und herbeigeführt werde, nicht gelten; hält vielmehr, mit His, dazu Muskelkontraktionen für erforderlich.

Da ich nun die Überzeugung gewonnen habe, daß sich auch aus Inouye's Beobachtungen vieles entnehmen läßt, welches zugunsten meiner Ansichten spricht, so gehe ich hier etwas darauf ein und gebe zunächst einen Überblick über Inouye's Stellung zu der in Rede stehenden Frage.

Zuvor aber muß ich hervorheben, daß Inouye gefunden hat, daß der hinterste, im Bereiche der Tubenmündung gelegene Abschnitt jeder Gaumenfalte von Anfang an mehr horizontal steht und medialwärts vorwächst. Ganz horizontal steht übrigens auch dieser Teil anfänglich nicht, sondern „ein wenig nach unten geneigt", wie aus der Stadienbeschreibung für Mausembryonen hervorgeht (p. 147).

Sodann bemerke ich, daß ich (1910, Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop., Bd. XIII) zwar das Heraustreten der Zunge aus dem Raume zwischen den Gaumenfalten, also aus der Gaumenrinne, für plötzlich erfolgend erklärt habe, ebenso wie die Umlagerung der Gaumenfalten; nicht aber auch die Senkung des Unterkiefers und Unterkiefergebietes. Die letztere erfolgt m. E. allmählich, wie aus meiner Darstellung aus 1910 doch hervorgeht. Ich bemerke dies gegen eine Bemerkung Inouye's auf p. 22 seiner Arbeit, welche wenigstens so verstanden werden kann, als ob ich auch die Senkung des Unterkiefers plötzlich erfolgen ließe. — Allmähliche Senkung des Unterkiefers und plötzliches Heraustreten der Zunge aus der Gaumenrinne vertragen sich nach Lage der Sache durchaus miteinander. Ja, es kann eigentlich gar nicht anders sein.

Über die Umlagerung selbst sagt Inouye etwa folgendes: Sie geht schnell vor sich, ihre „Phasen" „sehr schnell" vorüber. Zwei „Phasen" sind zu unterscheiden: eine erste langsame und eine zweite schnelle.

Die erste betrifft den hinteren Teil der Gaumenfalten, das Gebiet des späteren weichen Gaumens. Zuerst entsteht ein Zwischenraum zwischen Zungenwurzel und Schädelbasis (also: eine Entfernung der Zunge von der Schädelbasis, d. Ref.). Gleichzeitig beginnt der hinterste, von vornherein fast horizontal stehende Teil der Gaumenfalten direkt medianwärts vorzuwachsen. Dann wird jener Zwischenraum größer, indem er sich caudooralwärts ausdehnt. Dementsprechend nimmt der horizontal gestellte Abschnitt der Gaumenfalten zu, und zwar: erstens durch Vergrößerung des direkt medianwärts vorwachsenden Teiles selbst, zweitens durch allmähliche Aufrichtung der davor gelegenen, abwärts gerichteten Teile.

Die zweite Phase der Umlagerung ist die Hauptphase; sie wird „durch Kontraktionen der Muskeln der Zunge und des Unterkiefers eingeleitet". Ihr Ergebnis ist die Wirkung eines komplizierten, geordnet ablaufenden Reflexvorganges: Durch den

[1] Die Zunge bildet eine nach oben gekehrte Rinne, welche, wie ich (a. a. O., p. 125) hervorgehoben habe, eine Anpassung an das Saugen ist. Das gleiche hat dann später (1912) Vegner, ebenfalls für Carnivoren beschrieben, ohne meine Angaben zu kennen und zu nennen.

Druck der Gaumenfalten an den Seitenrändern der Zunge werden, auf reflektorischem Wege, Kontraktionen der Kiefer- und Zungenmuskeln hervorgerufen, welche eine Senkung der Zunge und ein Herabtreten derselben unter die Gaumenfalten bewirken. Und zwar geschieht dies zunächst nur einseitig, also asymmetrisch; die Zunge befindet sich demnach dann nur unterhalb der Gaumenfalte der einen Seite (s. Textfig. 154, p. 221). Nun erfolgt eine Kontraktion der Kaumuskeln, durch welche die Kiefer wieder geschlossen werden, die Zunge mithin gehoben und so durch dieselbe die schräg stehende Gaumenplatte der einen Seite, unter deren Niveau die Zunge soeben herabgetreten war, aufwärts gedrängt und gegen das Nasenseptum angedrückt wird. Nach einer kurzen Pause wiederholt sich der ganze Prozeß, in gleicher Weise, auf der anderen Seite. — Die Umlagerung erfolgt also nicht auf beiden Seiten gleichzeitig, sondern nacheinander, „asymmetrisch", und, soweit die Gaumenfalten in Betracht kommen, passiv.

Nun wäre aber durch die Bewegungen des Unterkiefers allein die Asymmetrie der Umlagerung, welche Inouye an einem ausgezeichneten Beispiele beobachtet hat und, mit His, für physiologisch und die Regel hält, noch nicht zu erklären. Denn: würde „der Mund durch seine Muskelbewegungen weit genug geöffnet", „dann müßten unbedingt beide Gaumenplatten a tempo die Umlagerung durchmachen". Es muß also noch etwas hinzukommen. Inouye denkt an eine Mitwirkung der vorderen Extremität. „Während der Druckreiz in der Mundhöhle den Embryo reflektorisch veranlaßt, den Mund zu öffnen, was ja, wenn auch aus anderen Ursachen, bei Embryonen längst nachgewiesen und sogar direkt beobachtet worden ist, verursacht er vielleicht mit der einen vorderen Extremität (natürlich auch reflektorisch) über den Unterkiefer hinzufahren, zieht ihn alsdann auf dieser Seite weit genug herunter und verschafft der Gaumenplatte damit Platz genug, an dem Zungenrande vorbeizugleiten."

Soweit Inouye. — Mit mancher seiner hier wiedergegebenen Ansichten über den Prozeß der Gaumenfaltenumlagerung kann ich nicht übereinstimmen.

Was gleich den letzten Punkt, die Mitbeteiligung der vorderen Extremität, betrifft, so halte ich ihn für ganz unwahrscheinlich. Einmal kommt er mir allzu teleologisch vor; andererseits wäre es doch ein ganz außerordentlicher Zufall, wenn immer gerade zu dem fraglichen Zeitpunkte die erforderliche Handbewegung erfolgte, dazu noch in richtiger Weise; ein zusammengesetzter koordinierter Bewegungsvorgang bei solch jungen Embryonen (menschliche Embryonen von 25—29 mm Scheitelsteißlänge). Ich halte diese Vorstellung nicht für richtig. — Da nun aber nach Inouye selbst nur in der Annahme der Mithilfe der Extremität die Asymmetrie der Umlagerung Erklärung findet, muß also auch letztere, wenigstens als Regel, mit jener Annahme stehen und fallen. Dementsprechend negiere ich die Asymmetrie der Umlagerung als Regel.

Im übrigen stimmt Inouye vielfach mit mir überein. Er läßt den Unterkiefer sich senken, ebenso die Zunge sich von der Schädelbasis entfernen, usf. Nur darin eigentlich sind wir uneinig, daß er zum Ausweichen der Zunge Muskelkontraktionen fordert, während ich dafür das Längenwachstum der Zunge und seine notwendigen Begleit- und Folgeerscheinungen als Ursache in Anspruch nehme. Ich glaube nun aber, daß Inouye's Beobachtungen viele Stützen für die Richtigkeit meiner Ansicht liefern.

Wir haben vorhin gesehen, daß die erste „Phase" der Gaumenfaltenumlagerung beginnt mit dem Auftreten eines Zwischenraumes zwischen Zungenwurzel und Schädelbasis, d. h. doch wohl: mit einer Entfernung der Zungenwurzel von der Schädelbasis. Woher kommt nun jener Zwischenraum? Woher die Entfernung? Und dann weiterhin: woher die spätere Größenzunahme des Zwischenraumes und also der Entfernung? Ich glaube: das alles kann doch nur Folge einer Senkung des Unterkiefers, einer Rotation seiner hinteren Teile, und damit auch der Zungenwurzel, nach vorn und vorn unten sein; so wie ich es früher angegeben habe. Es geht dasselbe auch unmittelbar aus Inouye's eigenen, sehr genauen Beobachtungen hervor, gleichwie die weitere Tatsache, daß es das Wachstum, besonders das Längenwachstum der Zunge ist, welches jene Rotation des Unterkiefers und der Zunge und damit das Auftreten des Zwischenraumes zwischen Zunge (und zwar zunächst ihrer Wurzel) und der Schädelbasis bedingt. — Verfolgen wir dazu jetzt dasjenige, was Inouye für *Talpa*-Embryonen über das gegenseitige Verhältnis von Unterkiefer, Zunge, Schädelbasis und Gaumenfalten angibt.

In dem zweitjüngsten Stadium (Schstlg = 7,3 mm), in welchem die Gaumenanlage, durch stärkeres Wachstum, aus einer zuvor diffusen Vorwölbung des Oberkieferfortsatzes zu einem deutlich erkennbaren Gegenstande geworden ist, ist der Unterkiefer noch ganz kurz, die Zunge noch klein und kurz; sie steht noch erheblich hinter der Spitze des Unterkiefers zurück und reicht vorn an die Gegend des hinteren Endes der primitiven Choanen heran.

Im dritten Stadium (Schstlg = 8,0 mm) ist (s. Textfig. 155, p. 224) der Unterkiefer (Uk) mit seiner Spitze gegen die Lippenkantengegend gekehrt und wird vom Rüsselende überragt. Die Zunge (Z) kommt mit Rücken und Wurzel der Schädelbasis ziemlich nahe; ihre Spitze ist gegen das Nasenseptum gekehrt. Die Anlage des Kehldeckels und des Kehlkopfes liegt noch weit hinter der Hypophyse, welche näher der Zungenspitze als der Anlage des Kehldeckels liegt.

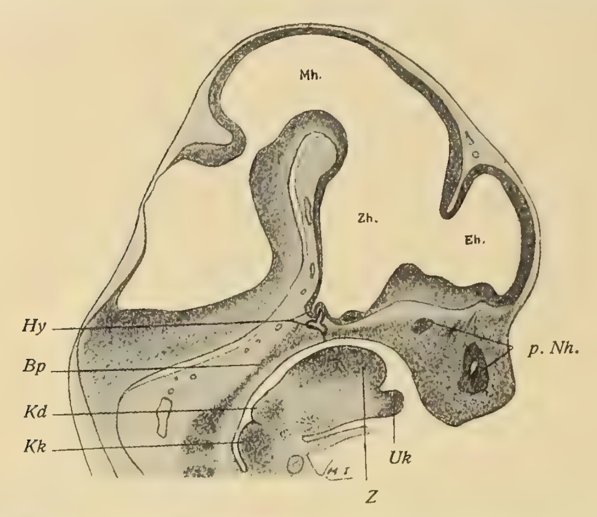
Im vierten Stadium (Schstlg 9,7 mm) füllt die Zunge den Raum zwischen den Gaumenfalten vollkommen aus und liegt mit dem Rücken dem Nasenseptum und der Schädelbasis dicht an; ihre Spitze reicht vorn beinahe bis zum vorderen Mundrande. Der Unterkiefer ist, infolge des Vorwachsens der Zunge, bereits etwas abwärts gedrängt worden und kommt, mit seinem apicalen Ende, jetzt aus der vorderen Umrandung des Munddaches heraus.

Für das fünfte Stadium (Schstlg 10,1 mm, s. Textfig. 156, p. 224) heißt es (p. 73): „daß die Zunge entsprechend dem Vorwachsen der Schnauze erheblich in die Länge gewachsen ist. Ihre Spitze reicht an den vorderen Mundrand und hat somit das vordere Ende des Unterkiefers . . . nunmehr nach unten herabgedrängt. Sie keilt sich also zwischen das Nasenseptum und den darunter gelegenen Unterkiefer ein und kommt jetzt gleich weit nach vorne wie dieser. Die Längsachse des Unterkiefers, die" im Stadium III (s. Textfig. 155, p. 224) „unterhalb der Nackenkrümmung des Gehirnes hinten endete, endet jetzt ein wenig oberhalb von ihr. Die dorsale Fläche der Zunge liegt sowohl vorn als auch hinten dem Nasenseptum wie der Schädelbasis dicht an; nur vor dem Kehldeckel ist zwischen beiden ein kleiner Zwischenraum zu sehen[1]. Der Kehldeckel und der Kehlkopf sind im Vergleich" mit dem Stadium III „gegenüber dem caudalen Ende der Basalplatte des Chondrocraniums ein wenig oralwärts verschoben, so daß die Entfernung zwischen Kehlkopfeingang und Hypophysis gegen früher abge-

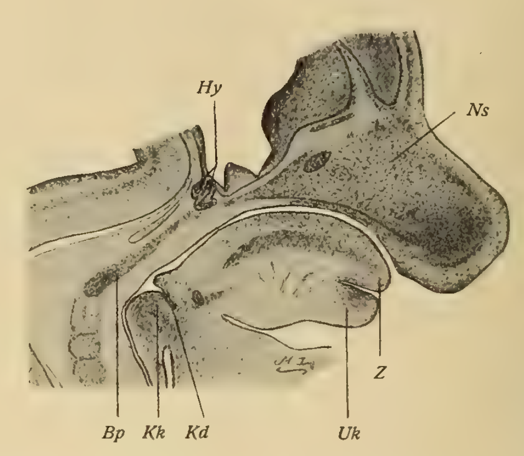
[1] Von mir gesperrt; H. F.

nommen hat. Die Zunge ist also nicht nur in ihrem vorderen Teile nach vorn vorgewachsen, sondern hat auch eine orale Verschiebung erfahren"[1].

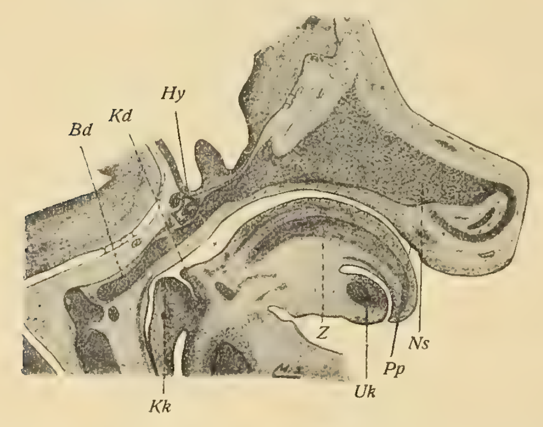
Im sechsten Stadium (Schstlg 10,8 mm) ist im Bereiche der Tubenmündungen, als Verlängerung der Gaumenfalten, jederseits ein Faltenstück aufgetreten, welches von vornherein horizontal steht. Die Zunge „liegt mit ihrem größeren, vorderen



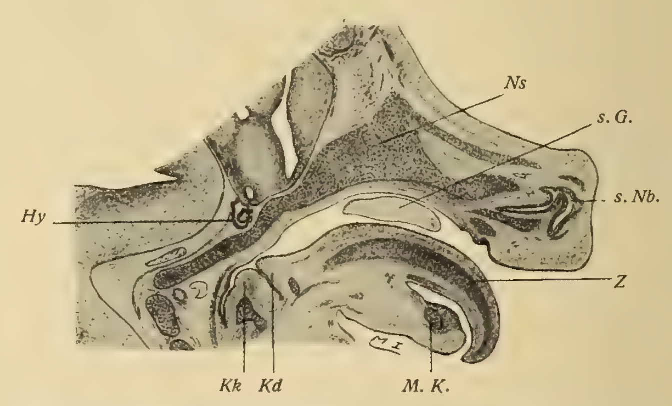
Textfig. 155. Medianschnitt durch den Kopf eines Maulwurfembryos von etwa 8,0 mm Scheitelsteißlänge. Nach Inouye (1912 b, p. 56, 11, Stadium III der Untersuchungsreihe des Autors). *Uk* = Unterkiefer. *Z* = Zunge. *Kd* = Kehldeckel. *Kk* = Kehlkopf. *p. Nh.* = primitive Nasenhöhle. *Bp* = Basalplatte. *Hy* = Hypophysis. *Eh* = Endhirn. *Zh* = Zwischenhirn. *Mh* = Mittelhirn. Vergrößerung = 20fach.



Textfig. 156. Medianschnitt durch den Kopf eines Maulwurfsembryos von 10,1 mm Scheitelsteißlänge. Nach Inouye (1912 b, p. 72, Fig. 17, Stadium V der Untersuchungsreihe des Autors). *Z* = Zunge. *Uk* = Unterkiefer. *Kd* = Kehldeckel. *Kk* = Kehlkopf. *Ns* = Nasenseptum. *Hy* = Hypophysis. *Bp* = Basalplatte. Vergrößerung 20fach.



Textfig. 157. Medianschnitt durch den Kopf eines Maulwurfembryos von 12,2 mm Scheitelsteißlänge. Nach Inouye (1912 b, p. 99, Fig. 31, Stadium VII der Untersuchungsreihe des Autors). *Ns* = Nasenseptum. *Pp* = Papilla palatina. *Z* = Zunge. *Uk* = Unterkiefer. *Kd* = Kehldeckel. *Kk* = Kehlkopf. *Hy* = Hypophysis. *Bp* = Basalplatte. × zwischen Schädelbasis und Zungenwurzel gelegener Zwischenraum. Vergrößerung 17fach.



Textfig. 158. Sagittalschnitt dicht neben der Mittellinie durch den Kopf eines Maulwurfembryos von 13,7 mm Scheitelsteißlänge. Nach Inouye (1912 b, p. 115, Fig. 36, Stadium VIII der Untersuchungsreihe des Autors). *Z* = Zunge. *M. K.* = Meckel'scher Knorpel. *Kd* = Kehldeckel. *Kk* = Kehlkopf. *s. Nh.* = sekundäre Nasenhöhle. *s. G.* = sekundärer Gaumen. *Ns* = Nasenseptum. *Hy* = Hypophysis. Vergrößerung 15fach.

Abschnitte der dorsalen Wand" der Mundhöhle „noch dicht an"; „in der Gegend der Zungenwurzel ist aber ein Zwischenraum aufgetreten" (war schon im vorhergehenden Stadium vorhanden; s. oben! D. Ref.).

Stadium VII (Schstlg 12,2 mm, Textfig. 157, p. 224) steht kurz vor der Umlagerung der Gaumenfalten. Die Zunge hat sich verbreitert, ist besonders aber stark in die Länge gewachsen und kommt nunmehr mit ihrer Spitze aus dem Raume der Mundhöhle heraus. Der Unterkiefer ist infolgedessen stark abwärts gedrängt. Außerdem ist eine weitere beträchtliche Ver-

[1] Von mir gesperrt, H. F.

schiebung der Zunge, des Kehlkopfes und des Kehldeckels nach vorn zu erfolgt, so daß der Kehldeckel jetzt fast unter der Hypophyse steht. Die dorsale Fläche der Zunge liegt nur noch im vorderen Teile der Mundhöhle dem Nasenseptum dicht an; hinten aber ist, zwischen ihr und der Schädelbasis, der bereits in den vorhergehenden Stadien aufgetretene Zwischenraum vorhanden und hat nunmehr eine beträchtliche Vergrößerung erfahren (s. x in Textfig. 157, p. 224, und vergl. mit Textfig. 156 und 155, p. 224).

Im achten Stadium (Scbstlg 13,7 mm, Textfig. 158, p. 224) ist die Umlagerung der Gaumenfalten bereits erfolgt: die Falten liegen allenthalben über der Zunge (vergl. s. G. und Z in Textfig. 158). Die Zunge ist von der Schädelbasis gegen früher (vergl. Textfig. 158 mit 157, 156 und 155) weit entfernt. Zunge und Unterkiefer sind noch weiter nach vorn rotiert und abwärts gesenkt als früher (vergl. Textfig. 158, 157, 156 und 155), so daß der Kehldeckel (Kd) jetzt sogar etwas vor der Ebene der Hypophyse liegt, während er früher (vergl. Textfig. 155 und 156, p. 224) weit hinter dieser Ebene lag.

Auf die hier, im Auszuge, wiedergegebenen Beobachtungen, nebst ergänzenden an Mausembryonen, gründet Inouye seine oben zusammengefaßten theoretischen Ansichten über den Ablauf des Umlagerungsprozesses der Gaumenfalten in den zwei erläuterten Phasen.

Überblicke ich alles, was Inouye beobachtet und angegeben hat, so glaube ich sagen zu dürfen, daß darin vielfach durchaus eine Bestätigung meiner Angaben und Ansichten gegeben ist.

Woher, so habe ich oben gefragt, kommt auf einmal (im Stadium V, s. Textfig. 156, p. 224) jener sich allmählich vergrößernde Zwischenraum zwischen Zunge und Schädelbasis, welcher, zunächst nur unmittelbar vor dem Kehldeckel gelegen, zweifellos die Wegräumung des durch die Zunge der Gaumenfaltenumlagerung entgegengesetzten Hindernisses in seinem Bereiche bedeutet, da in ihn hinein die hinteren Abschnitte der Gaumenfalten vorwachsen bezw. sich umlagern. Jener Zwischenraum ist ja ursprünglich nicht da: noch im Stadium IV liegt der Zungenrücken dem Nasenseptum und der Schädelbasis dicht an. Erst im fünften Stadium tritt er in seinen Anfängen auf, und zwar gleichzeitig mit einer Verstärkung gewisser, schon im vorhergehenden Stadium begonnener Veränderungen im Gebiete des Unterkiefers und der ihm benachbarten und angefügten Weichteile: nämlich einer Stellungsänderung der Unterkieferlängsachse, einer Senkung oder — wie ich früher sagte — Rotation seiner vorderen Teile nach unten und dementsprechend einer Verlagerung seiner hinteren Teile und damit auch der Zungenwurzel, ja selbst des Kehlkopfes und Kehldeckels, nach vorn. Diese Unterkiefersenkung führt aber Inouye selbst auf das „Vorwachsen" der Zunge zurück (vergl. z. B. oben Stadium IV und V). Dies Vorwachsen der Zunge ist aber weiter nichts als die Folge ihres Längenwachstumes. So sehen wir also durch Inouye bestätigt, daß jene erste Senkung des Unterkiefers, mit allen ihren soeben genannten notwendigen Begleiterscheinungen, eine Folge des Längenwachstums der Zunge ist, so wie ich es früher schon angegeben habe. Eine der genannten, nicht etwa zufälligen, sondern notwendigen Begleiterscheinungen dieser Senkung ist nun aber das Auftreten jenes Zwischenraumes zwischen Zunge (und zwar zunächst Zungenwurzel) und Schädelbasis; ich sage notwendig: denn mit der die Unterkiefersenkung notwendig begleitenden Rotation oder Verschiebung der Zungenwurzel (und des Kehldeckels) nach vorn zu kommen zuvor nicht gegenseitig einander angepaßte, also inkongruente Teile in Nachbarschaft zueinander zu liegen, und so resultiert daraus ein Zwischenraum zwischen denselben. Und somit ist auch das Auftreten dieses Zwischenraumes, d. h. aber nichts anderes als das Ausweichen der Zunge in seinem Gebiete, in letzter Linie eine Folge der hier allgemein wirkenden Ursache, nämlich des Längenwachstums der Zunge.

Inouye allerdings scheint diesen causalen Zusammenhang nicht ganz erkannt zu haben; darum fragt er auch, soviel ich sehe, niemals eingehend danach, woher jener Zwischenraum kommt und wodurch sein Auftreten bedingt wird. Nur ganz allgemein scheint er an eine Ausweitung des hier ursprünglich zwischen den verschiedenen Organen vorhandenen Spaltraumes, infolge von Wachstumsdifferenzen der umgebenden Teile, zu denken. Ich dagegen glaube, der genetische Zusammenhang zwischen dem Längenwachstume der Zunge, der Senkung des Unterkiefers und dem Auftreten jenes, sich dann vergrößernden Zwischenraumes, welcher die hinteren Abschnitte der Gaumenfalten aufnimmt, geht auch aus Inouye's Beobachtungen unmittelbar hervor, in der soeben erläuterten Weise.

Wenn nun dieser causale Zusammenhang für den hinteren Teil, für die Umlagerung im caudalen Teile der Gaumenfalten gilt (und daran scheint mir doch ein Zweifel nicht gut möglich), so möchte es mir scheinen, daß es überflüssig ist, für den vorderen Teil eine andere Ursache zu verlangen und anzunehmen. Wir brauchen doch nur anzunehmen, daß die gleichen Ursachen noch eine Zeitlang fortwirken, um auch für den vorderen Bereich der Gaumenfalten den erforderlichen Grad der Unterkiefersenkung, damit des Ausweichens der Zunge und des Auftretens eines den Gaumenfalten, zwecks Umlagerung, zur Verfügung stehenden Zwischenraumes zwischen Schädelbasis und Zungenrücken zu erhalten.

In der Tat hat zwischen den Stadien VII und VIII, in welch letzterem die Gaumenfalten soeben auch im vorderen Teile über die Zunge getreten sind, eine weitere beträchtliche Senkung des Unterkiefers, eine weitere Stellungsänderung seiner Längsachse, eine weitere Rotation seiner hinteren Teile und damit der Zungenwurzel, des Kehldeckels und des Kehlkopfes nach vorn stattgefunden, so daß die beiden letzteren jetzt der Hypophyse ganz nahe zu liegen kommen (vergl. Textfig. 157, p. 224, mit 158, p. 224).

Ich für meine Person sehe darin doch nur eine Fortsetzung der Vorgänge während der früheren Stufen, und lasse dieselbe durch ein Fortwirken der gleichen Ursachen, welche also zuletzt alle in dem gesteigerten Längenwachstume der Zunge, als ihrem Ausgangspunkte, zusammentreffen, hervorgerufen werden. — Die weitere Senkung des Unterkiefers, die weitere Verschiebung der Zunge nach vorn und ihre Rotation nach vorn unten (welch alles ich also als Folge des gesteigerten, fortgesetzten Längenwachstums der Zunge betrachte) aber hat ein weiteres Ausweichen der Zunge, das Auftreten eines Zwischenraumes zwischen Zunge und Schädelbasis auch hier vorn, und infolgedessen für die Gaumenfalten die Möglichkeit bewirkt, auch in den vorderen Teilen sich aufzurichten; welches natürlich, sobald der geeignete Moment gekommen war, plötzlich erfolgen mußte.

Ich sehe also keine Veranlassung, nun auf einmal, zwischen Stadium VII und VIII (s. Textfig. 157 und 158, p. 224),

zur Senkung (bezw. weiteren Senkung) des Unterkiefers neue Ursachen, wie Kontraktionen der Zungen- und Kiefermuskeln mit nachfolgenden Kontraktionen der Kaumuskeln, anzunehmen; zumal jene Muskelkontraktionen in einem sehr komplizierten, in seinem Verlaufe zeitlich streng gesetzmäßig ablaufenden Reflexvorgange erfolgen müssen und dabei außerdem noch der Unterstützung der vorderen Extremität bedürfen.

Was dann weiterhin die Annahme betrifft, daß die Gaumenfalten, durch die unter sie herabgesenkte Zunge, hinaufgehoben würden, sich also passiv verhielten bei der Umlagerung, so kann ich auch dieser nicht beipflichten. Denn würde sich die Sache tatsächlich so verhalten, so müßten doch die Gaumenfalten, welche gleichsam nur zwangsweise, gegen ihren Willen, von der Zunge hinaufgedrückt würden, dem Zungenrücken dicht und fest aufliegen, und zwar auch noch unmittelbar nach der Umlagerung, da sie, unter solchen Umständen, doch gewiß bestrebt wären, ihre ursprüngliche Lage und Stellung wieder einzunehmen. Von alledem ist aber in meinen Präparaten nichts zu sehen, die soeben hinaufgeklappten Gaumenfalten liegen über dem Zungenrücken immer in einiger, mehr oder weniger großen, mitunter (namentlich bei Katzenfeten) sogar recht großen Entfernung von diesem; auch Inouye's Abbildungen bestätigen dieses; ja: in einem Falle ist, unmittelbar nach der Umlagerung, der mediale Rand der hinaufgeklappten Falte sogar etwas umgebogen, schräg nach oben, gegen das Nasenseptum hin, gerichtet; so wie es auch in Inouye's Figur 58 auf p. 153 (s. oben die Textfig. 154 auf p. 221) an der einen, bereits umgelagerten Falte zu sehen ist. — Ich vertrete also noch die Aktivität der Gaumenfalten bei ihrer Umlagerung.

Auch dem Hinweise Inouye's (p. 164) auf den Beginn der Gelenkhöhlenbildung zwischen Humerus und Scapula um die Zeit der Gaumenfaltenumlagerung zum Beweise dessen, daß die vordere Extremität bereits Bewegungen ausgeführt habe und demgemäß ihrer Beteiligung an dem Umlagerungsvorgange der Gaumenfalten, in dem oben angegebenen Sinne, nichts im Wege stünde, kann ich nicht zustimmen. Denn ich kann in dem Beginn der Gelenkhöhlenbildung zwischen Humerus und Scapula noch keinen Beweis für eine bereits stattgefundene Funktion des Armes, vor allem aber der Hand, welche doch, bei dem supponierten Vorgange, in erster Linie in Betracht kommt, erblicken, zumal doch das Werden in der Ontogenese durchaus nicht in allen Stufen erst unter dem Einflusse der Funktion geschieht.

Was nun schließlich noch die Asymmetrie der Umlagerung anbelangt, d. h. die Annahme, daß normalerweise nicht die beiden Gaumenfalten gleichzeitig umgelagert würden, sondern nacheinander, zuerst diejenige der einen, dann erst, nach einer gewissen Pause, diejenige der anderen Seite, so kann ich ihr auch jetzt noch nicht zustimmen und diesen Vorgang nicht als die Regel ansehen; ich will ihn zwar nicht mehr, wie früher, als pathologisch bezeichnen, aber ich kann ihn nur als Ausnahme betrachten, nicht als Regel; trotz des neuen, sehr schönen Falles, welchen Inouye von einem Mausembryo (s. seine Fig. 57 und 58, welche oben in Textfig. 154, p. 221, wiedergegeben ist) mitteilt. Ich selbst habe übrigens in letzter Zeit einen Katzenembryo mikrotomiert, bei welchem Anzeichen dafür vorhanden sind, daß vielleicht auch in seinem Falle die Umlagerung der Gaumenfalten, welche soeben stattgefunden hat, beiderseits nacheinander, „asymmetrisch“, erfolgt ist: die eine (linksseitige) Gaumenfalte ist nämlich in der vorderen Hälfte schon teilweise mit dem Nasenseptum verwachsen, zum Teil sogar schon unter beginnendem Mesodermdurchbruch, während die andere dasselbe noch nicht einmal berührt, und zwar nirgends. Vielleicht ist die zuletztgenannte Falte später hinaufgeklappt als die andere. Und doch kann ich diese Asymmetrie der Umlagerung nicht als die Regel ansehen; und zwar deswegen nicht, weil ich nicht den von Inouye geforderten, sehr verwickelten Reflexmechanismus anerkennen kann, vor allem aber nicht die Beihilfe der vorderen Extremität, zumal als reguläre Erscheinung. Und ohne die letztere bleibt ja auch nach Inouye die Asymmetrie der Umlagerung als Regel unerklärlich. Ich bin also auch jetzt noch der Ansicht, daß normalerweise der Unterkiefer beiderseits gleichzeitig, also symmetrisch, so weit gesenkt wird, daß die beiderseitigen Gaumenfalten gleichzeitig, also symmetrisch, hinaufklappen, und zwar, wenigstens in der größeren vorderen Hälfte, plötzlich, sobald der erforderliche Grad der allmählich erfolgenden Unterkiefersenkung erreicht ist.

Tritt nun aber in diesem Prozesse irgend eine Störung ein, vielleicht dadurch, daß temporär eine vordere Extremität, infolge nicht ganz richtiger Lage, oder aus sonst irgend einem Grunde, auf der einen Seite gegen den Kiefer, von unten her, andrängt, so daß zunächst nur eine asymmetrische Senkung des Unterkiefers erfolgen kann, dann dürfte auch eine Asymmetrie der Gaumenfaltenumlagerung die Folge sein.

Übrigens ist Inouye's Ansicht von der Regelmäßigkeit der Asymmetrie der Gaumenfaltenumlagerung nicht gut in Einklang zu bringen mit der Prämisse, von welcher der Autor ausgeht: er nimmt an, daß der zur Kontraktion der Zungen- und Kiefermuskeln und damit zur Senkung des Unterkiefers und der Zunge führende Reflex veranlaßt werde durch den Druck, welchen die tief herabgewachsenen Gaumenfalten auf die Seitenteile der Zunge ausüben. Meines Erachtens aber können die Gaumenfalten, nach Lage der Dinge, doch nur dann diesen Druck ausüben, wenn sie bereits vor dem Ausweichen der Zunge die Tendenz haben sich aufzurichten, und zwar aktiv, und dabei, infolge gewisser, früher, im Einklang mit Schorr, genannter Wachstumsvorgänge, an die Seiten der Zunge angepreßt werden oder vielmehr sich anpressen[1]. Zweitens üben sie den Druck doch wohl auf beiden Seiten gleichzeitig, also symmetrisch, aus. Dann dürfte aber auch die Auslösung des von Inouye angenommenen Reflexes gleichzeitig auf beiden Seiten, also symmetrisch, erfolgen, und damit auch die durch den Reflex bewirkten Muskelkontraktionen, und mit diesen wieder die Senkung des Kiefers und der Zunge; u. s. f.

So sehe ich mich also durch die Tatsachen der schönen Untersuchungen Inouye's im großen und ganzen in meiner theoretischen Auffassung des Gaumenfaltenumlagerungsprozesses eigentlich nur bestärkt.

[1] Im übrigen wird die Tatsache der Aktivität der Gaumenfalten beim Umlagerungsprozeß doch durch ihr, von Inouye so genau beschriebenes Verhalten in den hinteren Teilen, im Bereiche des weichen Gaumens, nach vorn von dem caudalsten, von vornherein medianwärts vorwachsenden Abschnitte, bewiesen.

Bemerkungen zu Fleischmann's antideszendenztheoretischem Standpunkte und dessen „philosophischer" Begründung durch den Autor.

Zum Schlusse komme ich auf Fleischmann und seine Schule zurück.

Ihre Arbeiten verfolgen, neben der Feststellung von Beobachtungstatsachen und deren vergleichenden Verwertung, sichtbarlich noch einen anderen Zweck: nämlich gegen Wert und Berechtigung phylogenetischer und deszendenztheoretischer Betrachtungen und Erwägungen zu zeugen.

So auch in Sachen der Gaumenfrage. Ausgesprochenermaßen geht das Bestreben Fleischmann's und seiner Schule dahin, den Versuch anderer Autoren, bei Nonmammalia nach den ersten Anfängen oder Vorstufen des sekundären Gaumens der Säuger zu suchen, als nichtig, unmöglich, und jede dahingehende, sowie jede phylogenetische Fragestellung überhaupt, als falsch darzutun. Jede deszendenztheoretische Erwägung oder auch nur Fragestellung erscheint unzulässig. Fleischmann selbst sagt, in seinen Ausführungen über den Begriff „Gaumen" (Morphol. Jahrb., 1910, 41. Bd., Heft 4, p. 687 und 688): „Viele Anatomen der letzten Jahrzehnte haben sich nicht klargemacht, daß die vergleichende Betrachtung in allen Fällen lediglich allgemeine Begriffe erzeugt, welche die Subsumption möglichst vieler Einzelfälle gestatten, aber nie und nimmer eine reelle Urform entdeckt, welche gewissermaßen das anatomische Ahnenmaterial gewesen und sich später in die verschiedenen Artfälle differenziert haben soll."

Als überzeugter Anhänger der Deszendenzlehre kann ich natürlich Fleischmann's Stellungnahme zur Frage der Berechtigung deszendenztheoretischer Fragestellungen und Erwägungen, sowohl über die Organismen im allgemeinen wie für die einzelnen Organe, nicht teilen und stehe auf grundsätzlich entgegengesetztem Standpunkte.

Es liegt mir nun fern, mit Fleischmann über die Berechtigung der Deszendenzlehre eingehend zu diskutieren; das wäre offenbar nutzlos. Doch möchte ich hier eine Grundlage seines Standpunktes etwas näher beleuchten; eine Grundlage, welche auch in dem oben zitierten Satze zur Geltung kommt, daß nämlich die vergleichende Betrachtung lediglich allgemeine Begriffe erzeuge. In seinem, mir wohl vertrauten Buche über „die Deszendenztheorie" nämlich erfahren wir, was Fleischmann über die „Begriffe" denkt.

In diesem Buche also (1901, Leipzig, A. Georgi) geht Fleischmann, nachdem er in den vorausgegangenen Kapiteln eine größere Anzahl sachlicher Beispiele, welche vielfach, mit besonderer Vorliebe, als Zeugnisse für die Richtigkeit der Deszendenzlehre angeführt werden, so z. B. die Genealogie des Pferdefußes, die Bedeutung der Archäopteryx für die Stammesgeschichte der Vögel, die paläontologische Entwicklung gewisser Süßwasserschnecken, usf., besprochen hat, und zwar um darzutun, daß alle diese und ähnliche Beispiele nichts zum Beweise der Richtigkeit der Deszendenzlehre leisten, schließlich noch mit der Philosophie gegen die Deszendenzlehre und den naturwissenschaftlichen Entwicklungsbegriff vor und widmet diesen philosophischen Betrachtungen ein eigenes Kapitel, welches offenbar Fleischmann's Hauptargumente enthält: denn es beginnt mit den Worten: „Wenn ich bisher den Ideengang der Deszendenztheorie als ein ernstlich diskutierbares Problem behandelt habe, so entsprang mein Verhalten lediglich höflichen Rücksichten. Ich selbst betrachte den Entwicklungsgedanken für die Zoologie als verwerflich, als so fehlerhaft, daß ein auf ernste Arbeit gerichteter Sinn sich gar nicht mit ihm beschäftigen soll . . ." Und nun folgt dann die Anklage gegen die Deszendenzlehre und ihre Vertreter auf Grund der Philosophie; worüber folgendes.

Wenn ich recht verstehe, so ist der Hauptzweck dieses Kapitels, nachzuweisen, daß der naturwissenschaftliche Entwicklungsbegriff, als eine reale Umbildung der Organismen bezeichnend, bloß entstanden sei als Folge beklagenswerter Vernachlässigung der logischen Denkgesetze seitens der Morphologen und des Mangels an scharf definierender Logik bei denselben (s. p. 256 und 259). Dies darzutun, beruft sich nun Fleischmann auf die Philosophie, besonders auf Schelling und Hegel.

Schelling und Hegel hätten das Wort Entwicklung nicht zur Bezeichnung eines realen Umbildungsprozesses der Organismen gebraucht, sondern nur als kurzen, sprachlichen Ausdruck dafür, daß die Tierarten in eine aufsteigende Reihe geordnet werden können; beide dagegen hätten „Entwicklung" der Organismen im modernen naturwissenschaftlichen Sinne direkt bestritten. „Die Metamorphose (sage Hegel) kommt nur dem Begriffe als solchem zu, da dessen Veränderung allein Entwicklung ist."

Dann sagt Fleischmann weiter ganz allgemein von den Philosophen, also von den Philosophen überhaupt, daß sie „das Wort Entwicklung nur zur Bezeichnung einer bestimmten Folgereihe von Begriffen, d. h. einer logischen Ordnung oder Disposition derselben", gebrauchten. Auf die Zoologie übertragen, bedeute also Entwicklung nichts anderes, „als daß die natürlichen Tatsachen bezw. die für die lebenden tierischen Individuen gebildeten Begriffe sich übersichtlich ordnen lassen", in dem gleichen Sinne etwa, wie der Zoologe von der systematischen Einteilung des Tierreiches spräche, in welcher den einfachen Gruppen höhere folgen. Diese systematische Anordnung entspräche dem, was der Philosoph „Entwicklung" nenne.

Daraus sei dann bei den Naturforschern, infolge Mangels an scharf definierender Logik und beklagenswerter Vernachlässigung der logischen Denkgesetze, der naturwissenschaftliche Begriff „Entwicklung" im Sinne einer realen Umbildung der Organismen entstanden; kurz: der naturwissenschaftliche Entwicklungsbegriff habe logisches Mißverständnis seitens der Naturforscher zur Ursache, sei Folge eines logischen Mißverständnisses.

Nach Fleischmann also hätte sich die Naturwissenschaft von der Philosophie, besonders von Philosophien wie denjenigen Schelling's und Hegel's, die Begriffe, Sinn, Inhalt und Verwertung derselben, vorschreiben zu lassen. Es fragt sich also, ob das zu fordern berechtigt ist.

So sehr ich nun Fleischmann zustimme, daß unsere moderne Naturwissenschaft unter Entwicklung etwas ganz anderes versteht, als jene von Fleischmann angeführten Philosophen, und es daher für falsch halte, wenn, wie es vielfach üblich ist (z. B. in der von J. Stern besorgten neueren Auflage der Schwegler'schen Geschichte der Philosophie, p. 469 und 470), Hegel neben Darwin gestellt wird, als ein unserem großen Naturforscher Geistesverwandter und, nur auf anderem Gebiete,

das gleiche Lehrender[1], so kann ich, und zwar gewiß im Einklang mit allen anderen Morphologen außer der Fleischmann'schen Schule, doch nicht zugeben, daß der naturwissenschaftliche Entwicklungsbegriff entstanden sei lediglich infolge eines logischen Mißverständnisses gegen einen richtigen philosophischen Begriff. Dagegen erklärt sich der enorme Erfolg des naturwissenschaftlichen Entwicklungsgedankens als Folge der endlich herbeigeführten und endgültigen Emanzipation und Befreiung der Naturwissenschaft und des naturwissenschaftlichen Arbeitens und Denkens von der Bevormundung einer „Philosophie“, welche, wie die Hegel'sche, „das Abstrakte zum Ursprünglichen, das Denken zum wahren Sein, die ganze Welt zur „Selbstbewegung des Begriffs“, die kausale Entwicklung zu einem rein logischen Prozesse“ gemacht und es unternommen hatte, aus den abstraktesten und allerallgemeinsten, daher notwendig inhaltsärmsten Begriffen diese so inhaltsreiche, anschauliche Welt, „aus reiner Vernunft in rationalem Verfahren“ (Külpe), zu deduzieren; kurz: das Universum in Logik aufzulösen. Und zwar durch eine besondere Methode, absolute oder dialektische genannt: Setzung von Unterschieden und Gegensätzen, welche alle zusammen nur Momente bilden innerhalb der Selbstentwicklung des „Absoluten“, das ein System von Begriffen sein soll (als ob Begriffe je etwas anderes sein könnten als in letzter Linie Abstraktionen aus Erfahrungen!); eine Methode, welche schließlich zur immanenten Selbstbewegung der Begriffe wurde; als solche aber natürlich nie etwas anderes hervorbringen konnte, als was man vorher schon in die der Deduktion zugrunde gelegten Begriffe stillschweigend hineingelegt hatte; daher es denn auch Hegel gelang, aus dem allgemeinsten aller Begriffe, demjenigen des Seins, die ganze Welt mit ihrem gesamten Inhalte, abzuleiten[2]. Natürlich: im Begriffe Sein ist die ganze Welt enthalten, muß darin enthalten sein. Ist damit aber auch nur das Geringste erklärt?

Die von Hegel angewendete Methode wird gewiß kein einziger Naturforscher mehr gutheißen. Und ein derartiges System, wie das Hegel'sche, erscheint nicht geeignet als Richtschnur der naturwissenschaftlichen Forschung, und dieser letzteren die Begriffsbildung und die Begriffe selbst mit ihrem Inhalte vorzuschreiben. Daher denn auch schließlich die gründliche Befreiung der Naturwissenschaft von derartiger „Philosophie“ erfolgte, zum größten Vorteile für jene; bei welchem Prozesse übrigens gerade der Hegel'schen Philosophie das Hauptverdienst zukommt, indem gerade sie es gewesen ist, welche, vor allen anderen, die Naturwissenschaft zur Ab- und Umkehrung veranlaßt hat. Die Naturwissenschaft hat also nicht den geringsten Grund, aus Hegel's und Schelling's Ansichten darüber, was unter Entwicklung zu verstehen sei, etwas für sich und ihre eigene Begriffsbildung zu entnehmen. Und sie tut es auch nicht mehr, trotz Fleischmann; und den darauf gegründeten Vorwurf der Vernachlässigung der logischen Denkgesetze kann sie, im berechtigten Vertrauen auf ihre eigene Kraft, ruhig ertragen. Und wenn Fleischmann (p. 266) erklärt: „Ich selbst wiederhole nur, was Hegel . . . durch den Satz aussprach: ‚Die Veränderung des Begriffes allein ist Entwicklung‘, wenn ich behaupte, die logische Umwandlung des Begriffes Affe in den Begriff Mensch ist kein stammesgeschichtlicher Prozeß“, so hat Fleischmann damit ja recht; aber das weiß auch jeder andere Morphologe; nur weiß dieser aber auch, daß in der Morphologie nicht einfach die Umwandlung der Begriffe gemeint ist, und bestreitet außerdem Hegeln und Fleischmann auf das entschiedenste, daß es nur eine logische Entwicklung der Begriffe gäbe und nur eine solche zulässig wäre. Und das von Rechts wegen: Denn die Begriffe, und damit auch die Logik, sind etwas Sekundäres, Abstraktionen aus unseren anschaulichen Erfahrungen, und nicht umgekehrt etwas Primäres, vor aller Erfahrung Gegebenes, so wie es nach Hegel der Fall sein muß, wenn er sein „Absolutes“ ein „System von Begriffen“ sein läßt. Zudem sind Begriffe und Logik uns nur aus und auf der höchsten Stufe des animalischen Lebens bekannt und gegeben.

Auch darf hier daran erinnert werden, wie Hegel selbst über den Wert der Naturwissenschaft dachte und in welcher Weise er sich gelegentlich auch mit naturwissenschaftlichen Problemen befaßt hat. Ich beschränke mich dabei auf wenige Beispiele.

Bekannt ist, daß Hegel die, durch Lavoisier auch empirisch festgestellte, Unzerstörbarkeit der Materie (nach Schopenhauer wäre dieselbe sogar eine Erkenntnis a priori; und schon der große Spinoza hat in seiner „Ethik“ die „Substanz“, das ist aber nichts anderes als die Materie — Spinoza ist, wenn vielleicht auch mehr unbewußter (Schopenhauer sagt das gleiche), Materialist, da alles, was er von der „Substanz“ oder „Gott“ sagt, von der Materie gilt — Spinoza also hat schon die Substanz oder Materie als ewig und unzerstörbar, als ohne Anfang und Ende erklärt), aus philosophischen Gründen, geleugnet hat[3].

Bekannt ist ferner, daß sich Hegel auch mit den Planetenabständen unseres Sonnensystemes befaßt hat. In welch zahlenmystischer Weise dies geschehen ist, geht daraus hervor, daß er zu dem „spekulativen“ Ergebnisse kam, daß in der bekannten Lücke zwischen den sogenannten inneren und äußeren Planeten, also zwischen Mars und Jupiter, an der Stelle des Planetoidenringes, kosmische Körper überhaupt nicht vorhanden sein könnten[4]. Und heute sind mehr als 300 Planetoiden an eben dieser Stelle bekannt, bekannt geworden durch die Naturwissenschaft. Welchen Wert hat also eine solche „philosophische“ Spekula-

---

[1] Auch C. Stumpf, Professor der Philosophie in Berlin, sagt in seiner die Wiedergeburt der Philosophie behandelnden Rektoratsrede aus dem Jahre 1907 ausdrücklich, daß der Entwicklungsgedanke in den Wissenschaften der Organismen ganz etwas anderes ist, als was Hegel unter Entwicklung verstanden habe. Dieser habe eine zeitlich-kausale Entwicklung, so wie sie die Naturwissenschaft jetzt fordere, für die Natur direkt geleugnet. Daher nennt es Stumpf auch unrichtig oder ein bloßes Wortspiel, wenn man jenen naturwissenschaftlichen Entwicklungsgedanken schon bei Hegel hat finden wollen, oder wenn „die berühmteste Darstellung seines Systems“ (gemeint ist wohl diejenige Kuno Fischer's, d. Ref.) begönne mit einem Hinweis auf Darwin und Häckel „als die Vollender dessen, was Hegel begonnen“ (p 25).

[2] So ist, nach Hegel, der Anfang der Wissenschaft der unmittelbare bestimmungslose Begriff des Seins; — als ob für uns jemals der Begriff „Sein“ bestimmungslos sein könnte; was ist, muß auch irgend etwas sein, d. h. irgend eine Bestimmmung haben. Ein bestimmungsloses Sein kann es so wenig geben wie ein Nichts; welch letzteres aber bezeichnenderweise bei Hegel auch eine große Rolle spielt.

[3] In Hegel, Enzyklopädie der philosoph. Wissenschaften. 2. Aufl. 1827. Kapitel „Physik“ (§ 293).

[4] Siehe darüber auch Dühring, Kritische Geschichte der Philosophie. 3. Aufl. p. 431. 1878.

tion? Welchen Wert das Urteil eines solchen Autors in naturwissenschaftlichen Dingen? Und wozu, zu welchem Zwecke eine derartige Spekulation?

Ferner hat Hegel gegen die Gravitation und Newton's allgemeine Attraktion Stellung genommen. Die Gravitation sollte z. B. dem Gesetze der Trägheit widersprechen[1], welches schon Schopenhauer zurückgewiesen hat[2]. In seiner (lateinisch geschriebenen) Arbeit über die Planetenbahnen, mit welcher er sich (1801) in Jena, als Dozent der Philosophie, habilitierte, ist Hegel ausdrücklich der Anwendung der Anschauungen der Mathematiker und Astronomen über die irdische Mechanik auf das ganze Sonnensystem entgegengetreten und hat eine solche Anwendung für unstatthaft erklärt; natürlich aus sogenannten „philosophischen" Gründen, wobei natürlich auch wieder der „abstrakte Begriff" nach Hegel, d. h. im Hegel'schen Sinne, eine Hauptrolle spielt. Die Kräfte der Anziehung und Abstoßung seien bloße Namen, auf die wir am besten verzichteten usw. Was würde wohl ein Newton zu einer derartigen „Philosophie" gesagt haben, oder ein Herschel? Hat sich je die Astronomie um Hegel's Einspruch bekümmert und verdankt sie nicht gerade dem von Hegel bekämpften und verworfenen Prinzipe ihre größten Fortschritte und Triumphe? Und die gleiche „Philosophie" sollte, mit den gleichen Grundsätzen, der Zoologie, und Biologie überhaupt, in die Arme fallen und Halt oder Umkehr gebieten können?

Solche Beispiele ließen sich in großer Menge anführen.

Und so ist es denn auch kein Wunder, wenn Hegel über den Wert der Ergebnisse der empirischen Wissenschaften folgendermaßen urteilt (in seiner Abhandlung über das Naturrecht): „Was die Philosophie als nicht reell erweist, von dem ist unmöglich, daß es in der Erfahrung wahrhaft vorkomme; und wenn die positive Wissenschaft sich auf die Wirklichkeit und die Erfahrung beruft, so kann die Philosophie deren Erweis der Nichtrealität eines von der positiven Wissenschaft behaupteten Begriffes ebenso nach der empirischen Beziehung aussprechen und leugnen, daß jenes, was die positive Wissenschaft in der Erfahrung und Wirklichkeit zu finden vorgibt, in ihnen gefunden werde. Das Meinen, daß so etwas erfahren werde, eine zufällige subjektive Ansicht, wird freilich die Philosophie zugeben. Aber die positive Wissenschaft, wenn sie in der Erfahrung ihre Vorstellungen und Grundbegriffe zu finden und aufzuzeigen vorgibt, will damit etwas Reales, Notwendiges und Objektives, nicht eine subjektive Ansicht behaupten. Ob etwas eine subjektive Ansicht oder eine objektive Vorstellung, ein Meinen oder Wahrheit sei, kann allein die Philosophie ausmachen[3]".

Ist das nicht die Sache und den wahren Sachverhalt geradezu auf den Kopf gestellt? Wozu sollte unter solchen Voraussetzungen überhaupt noch Naturwissenschaft und empirische Wissenschaft getrieben werden? Ich glaube, die empirische Wissenschaft entscheidet allein über ihren Wahrheitsgehalt. Deswegen hat sie sich auch von Ansichten wie denjenigen Hegel's, von solcher „Philosophie", ganz frei gemacht, und dem verdankt sie ihre Höhe. Ich meine, wer so über Naturwissenschaft und Naturerforschung denkt und urteilt, wie es Hegel getan, hat kein Anrecht darauf, dem Naturforscher Vorschriften zu machen über Methode und naturwissenschaftliche Begriffsbildung, kein Anrecht darauf, von eben dieser Naturwissenschaft, in eigener Sache, als oberster Gerichtshof und als über die Berechtigung naturwissenschaftlicher Vorstellungen und Begriffe entscheidende Stelle und Autorität angesehen zu werden. Daher besagt es auch gar nichts, wenn ein Hegel solche zeitlich-kausale Entwicklung, wie sie von den Naturforschern für den gesamten Kosmos, und von den Morphologen insbesondere für das Reich der Organismen, angenommen und gefordert wird, abstreitet und leugnet.

Im übrigen ist es gar nicht richtig, wenn Fleischmann, nach Anführung der Beispiele Schelling und Hegel, dann, wie oben schon angegeben, ganz allgemein die Philosophen das Wort „Entwicklung" nur in dem Sinne der logischen Entwicklung der Begriffe gebrauchen läßt. Die neuere Philosophie hat sich längst mit dem naturwissenschaftlichen Entwicklungsbegriffe abgefunden, wie Fleischmann z. B. aus der von verschiedenen Professoren zusammengestellten „Systematischen Philosophie" in der „Kultur der Gegenwart" (herausgegeben von P. Hinneberg, 1908, 2. Aufl.) ersehen kann; sowie daraus, daß hervorragende Philosophen neuerer und älterer Zeit unmittelbar deszendenztheoretische Betrachtungen angestellt haben; worüber gleich noch einiges.

Außerdem aber fängt die Hegel'sche Philosophie und ihre Methode selbst in philosophischen Kreisen an, ihren Kredit zu verlieren, ja gilt vielfach schon als überwunden. So sagt Fr. Paulsen (in der eben angeführten Systematischen Philosophie, im Kapitel „Die Zukunftsaufgaben der Philosophie", p. 403), daß er, im Hinblicke auf Hegel's Methode, sich nur der Hoffnung und dem Wunsche anschließen könne, die E. v. Hartmann einmal geäußert habe: „daß uns das beschämende Schauspiel der Wiederaufrichtung deduktiver und konstruktiver Systeme von angeblich apodiktischer Gewißheit erspart bleibe". Und weiter: „für Triumphe, wie die dialektische Methode zur Zeit ihrer ersten Entdeckung sie erlebte, nicht bloß innerhalb eines Schüler- und Adeptenkreises, sondern in der wissenschaftlichen Welt, wird die Zeit nicht wiederkehren." . . . „bloße Taschenspielerei mit Begriffen wird ernste Männer nicht mehr täuschen." — O. Külpe, in seinen Vorträgen „Die Philosophie der Gegenwart in Deutschland" (aus Natur und Geisteswelt, 41. Bändchen, 1902, Leipzig), sagt (p. 6): „Die dialektische Methode, deren sich Hegel . . . bedient hatte, wandte sich gegen ihn selbst und löste sein System auf. Die Wirklichkeit zeigte sich widerspenstig, und Philosophie und Einzelwissenschaften gerieten in einen heftigen Krieg miteinander. In diesem Kampf unterlag die spekulative, auf ihre besonderen Methoden bauende und vertrauende Philosophie völlig und gründlich . . . und so brach sein ganzes Gebäude und

[1] Hegel, Enzyklopädie der philosoph. Wissenschaften. 2. Aufl. 1827. § 269.

[2] A. Schopenhauer, p. 363 in der Vorrede zur ersten Auflage der beiden Grundprobleme der Ethik. Schopenhauer's sämtliche Werke, herausgegeben in 6 Bänden von E. Grisebach. Bd. 3. Leipzig, Reclam.

[3] In Hegel's mir zugänglichen „Grundlinien der Philosophie des Rechts" (oder Naturrecht und Staatswissenschaft im Grundrisse), herausgegeben von Eduard Gans, Berlin 1833, finde ich diese Stelle nicht. Ich führe sie an nach Georg Lasson's Einleitung zu der von ihm besorgten Jubiläumsausgabe von Hegel's „Phänomenologie des Geistes", p. LXIV, 1907, Leipzig, Felix Meiner.

das Fundament, auf das es gegründet war, auseinander und tat einen großen Fall. Von dieser schweren Niederlage . . ." — Fr. A. Lange, in seiner Geschichte des Materialismus u. s. f. (II. Buch, p. 192), sagt: „Das ganze Treiben der Schellingianer, der Hegelianer, der Neu-Aristoteliker und anderer neuerer Schulen ist nur zu sehr dazu angetan, den Abscheu zu rechtfertigen, mit welchem die Naturforscher sich von der Philosophie abzuwenden pflegen . ." Und gleich darauf spricht er von diesen „Philosophien" als von „Ausartungen der deutschen Begriffsromantik".

Wenn also, wie hier dargetan, selbst von philosophischer Seite die vernichtende Katastrophe der Hegel'schen Philosophie, und zwar gerade als unter dem Einflusse der Naturwissenschaft erfolgt, anerkannt wird, dann hat die Naturwissenschaft gewiß keinen Grund mehr, ihre Begriffe dieser Philosophie und ihren Verwandten zu entnehmen. Vielmehr wird der Naturforscher, in seinem Urteile über Hegel's „Philosophie", gleichen Sinnes sein mit einem wirklich großen Philosophen, Schopenhauer nämlich; und mit A. von Humboldt, welcher gerade im Hinblicke auch auf Hegeln 1841 an Varnhagen schrieb: „Es ist eine bejammernswürdige Epoche gewesen, in der Deutschland hinter England und Frankreich tief herabgesunken ist" (angeführt nach E. Dühring's kritischer Geschichte der Philosophie, 3. Aufl., p. 435). Für den Naturforscher gibt es eine der Welt der Erscheinungen entsprechende reale Welt (übrigens für viele Philosophen auch, z. B. Kant, den älteren Schopenhauer, E. v. Hartmann), nicht nur Begriffe; daher auch nicht nur eine Entwicklung der Begriffe im logischen Sinne, sondern auch eine Entwicklung in der realen, d. h. unabhängig von unserem Erkennen und Bewußtsein existierenden Welt. Die Welt, das Universum, kann nicht, wie Hegel wollte und wie die neuere Theosophie will, einfach in Logik aufgelöst werden. Übrigens haben, wie bereits gesagt, auch Philosophen, und zwar ersten Ranges, dazu Vertreter der verschiedensten Richtungen, die Entwicklung der Organismenwelt vertreten, ganz in naturwissenschaftlichem Sinne.

Kant z. B. hat es als ganz natürlich und selbstverständlich gefunden, daß der Mensch aus einer tierischen Vorstufe hervorgegangen sei, durch innere Entwicklung. Mehrere Stellen seiner „Anthropologie", welche auch von F. A. Lange in seiner Geschichte des Materialismus angeführt werden (2. Buch, p. 535 u. 538/539), legen Zeugnis hiefür ab und beziehen sich teilweise speziell auf den Ursprung des Menschen aus einer vierfüßigen Tierform. An einer Stelle nimmt der Königsberger Weise in dieser Hinsicht direkt auf Orang und Schimpanse Bezug[1].

Schopenhauer, welcher, ursprünglich Medizinstudierender in Göttingen (unter Blumenbach), nach seinem eigenen Zeugnisse (Brief an Frauenstädt vom 12. X. 1852[2]), nicht nur mehrere Semester fleißig und eifrig Vorlesungen gehört hat über vergleichende Anatomie, Zoologie, Botanik, Physik, Chemie, Mineralogie, Astronomie, Geographie, Physiologie usw., sondern auch sein ganzes Leben hindurch den Fortschritt aller dieser Wissenschaften beobachtete und die Hauptwerke, besonders der Franzosen und Engländer, studierte, und sich so ein ganz außerordentliches Maß naturwissenschaftlicher Kenntnisse angeeignet hatte, und sich zugleich dadurch ein ganz außerordentliches, unvergängliches und gerade vom Anatomen und Physiologen hochzustellendes und anzuerkennendes Verdienst erworben hat, daß er den Intellekt, das gesamte bewußte Vorstellen und Denken, also das Bewußtsein und seinen gesamten Inhalt, damit auch die Vernunft, als die Fähigkeit des Operierens mit abstrakten Begriffen, als Gehirnfunktion betrachtete und so, in echt monistischer Weise und den Materialismus in die Philosophie und insbesondere in die Psychologie einführend, den gesamten Gedächtnisschatz des Geistes, samt allen intellektuellen Anlagen und Fertigkeiten des Individuums, auf die Konstitution des Gehirns zurückführte und von dieser, von dieser allein, abhängig machte, gleichwie die bewußten willkürlichen Handlungen; ich sage, Schopenhauer, welcher in so vielen Hinsichten ganz und kühn naturwissenschaftlich dachte, so daß er von Naturforschern und Biologen wie W. Preyer, P. Flechsig, O. Hertwig, O. Bütschli u. a. als Auktorität angeführt wird, als ein Mann, von welchem auch der Naturforscher viel, sehr viel lernen kann (vergl. Preyer's Schrift: die fünf Sinne des Menschen, p. 53 u. 75; P. Flechsig's: Gehirn und Seele (zweite Ausgabe, p. 49), O. Hertwig's: Zeit- und Streitfragen der Biologie, Heft 2, Mechanik und Biologie, 1897, mehrere Stellen; Bütschli's: Mechanismus und Vitalismus ebenfalls mehrere Stellen), spricht an vielen Stellen seiner, in wunderbar schöner Sprache geschriebenen Werke auch von der Entwicklung der Organismen, davon, „daß die Urformen der Tiere eine aus der andern hervorgegangen sind" („Über den Willen in der Natur", vergleichende Anatomie, p. 253, 3. Band der Grisebach'schen Ausgabe, Leipzig, Reclam). Und wenn auch der heutige Anatom und Zoologe daran Anstoß nehmen wird, in welcher Weise Schopenhauer, welcher eben nicht Morpholog von Fach gewesen ist, im speziellen die Verwandtschaft der einzelnen Formen untereinander, z. B. der Wirbeltiere, sich entstanden denkt, so wird er dem Philosophen doch die richtige Erfassung der allgemeinen Seite des Problemes zugestehen müssen. In diesem Sinne führe ich folgende Stelle (aus Parerga, 2. Bd., § 91, p. 168) an: „Die Batrachier führen vor unsern Augen ein Fischleben, ehe sie ihre eigene vollkommene Gestalt annehmen, und nach einer jetzt ziemlich allgemein anerkannten Bemerkung, durchgeht ebenso jeder Fetus sukzessive die Formen der unter seiner Spezies stehenden Klassen, bis er zur eigenen gelangt. Warum sollte nun nicht jede neue und höhere Art dadurch entstanden sein, daß diese Steigerung der Fetusform einmal noch über die Form der ihn tragenden Mutter um eine Stufe hinausgegangen ist? — Es ist die einzige rationelle, d. h. vernünftigerweise denkbare Entstehungsart der Spezies, die sich ersinnen läßt."

„Wir haben aber diese Steigerung uns zu denken nicht als in einer einzigen Linie, sondern in mehreren nebeneinander aufsteigenden. So z. B. ist einmal aus dem Ei eines Fisches ein Ophidier, ein andermal aus dieses seinem ein Saurier, zugleich aber aus dem eines anderen Fisches ein Batrachier, dann aber aus dieses seinem ein Chelonier hervorgegangen," usf. . . . „Wir

---

[1] Die Stelle lautet: „Diese Bemerkung führt weit, z. B. auf den Gedanken, ob nicht auf dieselbe zweite Epoche, bei großen Naturrevolutionen, noch eine dritte folgen dürfte, da ein Orangoutang, oder ein Schimpanse die Organe, die zum Gehen, zum Befühlen der Gegenstände und zum Sprechen dienen, sich zum Gliederbau eines Menschen ausbildete, deren Innerstes ein Organ für den Gebrauch des Verstandes enthielte und durch gesellschaftliche Kultur sich allmählich entwickelte."

[2] Schopenhauer's Briefe an Becker, Frauenstädt, v. Dorst, Lindner und Asher, sowie andere, bisher nicht gesammelte Briefe aus den Jahren 1813—1860. Herausgegeben von Eduard Grisebach. Leipzig, Reclam.

wollen es uns nicht verhehlen, daß wir danach die ersten Menschen uns zu denken hätten als in Asien vom Pongo (dessen Junges Orang-Utan heißt) und in Afrika vom Schimpanse geboren, wiewohl nicht als Affen, sondern sogleich als Menschen."

Wie gesagt, die spezielle Abstammungsgeschichte, wie sie Schopenhauer hier vorträgt, kann heute gewiß kein Morpholog gutheißen; aber das Problem ist, in seinem Wesen, richtig erfaßt und ausgesprochen, und zwar ganz in naturwissenschaftlichem Sinne und Geiste[1].

E. von Hartmann widmet, in seiner „Philosophie des Unbewußten", der Deszendenzlehre besondere und ausführliche Darlegungen und Betrachtungen[2], und sucht deren Ergebnisse und Lehren mit seinem „Unbewußten" in Einklang zu bringen. Das Gesetz der Entwicklung vom Niedrigeren zum Höheren in der Natur, im Sinne der Deszendenzlehre, wird ausdrücklich anerkannt.

Dühring, der ruhige und klare Vertreter einer auf naturwissenschaftlicher Grundlage aufgebauten, aller Superstition abholden „Wirklichkeitsphilosophie", welcher lehrt und auffordert, die Bezeichnung „Materialist" als eine Ehrenbezeichnung entgegenzunehmen und mit Stolz zu führen, läßt in seinem „Cursus der Philosophie als streng wissenschaftlicher Weltanschauung und Lebensgestaltung" (1875, Leipzig, Erich Koschny, L. Heimann's Verlag) das dritte Kapitel des zweiten Abschnittes die Überschrift tragen: Organische Entwicklungsgesetze. Dieses Kapitel befaßt sich mit den Ansichten und Anschauungen Lamarck's, Lyell's und Darwin's. Dühring wendet sich im allgemeinen den spezifischen Darwinischen Anschauungen ab, und denjenigen Lyell's und Lamarck's zu: „Was bleiben wird, werden die Lamarck'schen Ideen sein und vielleicht einige allgemeinere Vorstellungen über die Häufung der Unterschiede vermöge solcher geschlechtlicher Kombinationen und solcher Vererbungen, deren Vollziehung keineswegs in erster Linie durch einen Kampf um das Dasein, sondern durch positive Gruppierungen und Triebe bestimmt zu denken ist." Auf alle Fälle ist Dühring ein überzeugter Anhänger des Entwicklungsgedankens im allgemeinen, und zwar in naturwissenschaftlichem Sinne. Jeder einzelne Weltkörper unseres Sonnensystemes, also z. B. unsere Erde, gilt uns nach ihm, außerhalb der gesamten kosmischen Weltverfassung und der speziellen Einrichtung unseres Sonnensystemes betrachtet, „wesentlich nur als ein Schauplatz für organische und vitale Entwicklungen." — „Innerhalb der ganzen Bewegung der Anschauungsweise, die im Verlauf des 19. Jahrhunderts zur Bethätigung gelangt ist, zeichnet sich als völlig berechtigtes Element die durchgreifende Vorstellung von einer universellen Fortschrittsrichtung der Entwicklungen aus." — „Der Fortschritt liegt in der Ausbildung einer reicheren Mannigfaltigkeit und mithin in der Erhebung zu einer größeren Vollkommenheit." — Und so viele andere Stellen mehr. — Die spezielle Art und Weise, in welcher Dühring den Entwicklungsbegriff aufgefaßt wissen will, besagen vielleicht folgende Stellen am besten: „Im rationellen Sinne ist der Begriff der Entwicklung nur soweit gültig, als sich Entwicklungsgesetze wirklich nachweisen lassen." Und ferner: „Alle Entwicklungsschematismen, soweit sie mehr als äußerliche Anschauungsbilder der unmittelbaren Erfahrung sein sollen, müssen die Bearbeitung eines atomistischen Materials aufweisen", müssen „auf Hergänge der Zusammensetzung und Trennung zurückgeführt werden." „Nur in diesem Sinne können wir Entwicklungsgesetze als letzte Instanzen der Rechenschaft anerkennen, und nur in dieser Richtung kann es eine zergliedernde und hiemit erst wahrhafte Wissenschaft von der Entwicklung geben. Der reine Mechanismus hat in dieser Beziehung denselben Anspruch zu machen, und die Entwicklung muß in der rein mechanischen Komposition sogar ihre erste Stelle haben. Das Organische ist mithin eine zusammengesetzte Form selbständiger mechanischer Entwicklung, und hiedurch wird das physikalische Universum mit dem spezifischen Leben und den Empfindungsvorgängen zu einer fundamentalen Einheit verbunden."

Ähnliche Stellen könnte ich aus des Philosophen Schrift über den „Wert des Lebens" anführen.

Und in den philosophischen Schriften der Gegenwart sehen wir immer wieder, daß sich dieselben mit dem naturwissenschaftlichen Begriffe der Entwicklung abgefunden haben, wofür meines Erachtens auch die oben bereits angeführte Darstellung

---

[1] Dies darf man sich auch nicht durch Schopenhauer's Stellung zum Zeit- und Raumproblem verdunkeln lassen; nämlich dadurch, daß er Zeit und Raum ausschließlich als Formen unserer Anschauung, welche vorwiegend intellektualer Natur ist, auffaßte, d. h. ihnen ausschließlich ideale, nicht auch reale Bedeutung zumaß, so wie es bereits Kant gelehrt hatte (Kant: Kritik der reinen Vernunft, sowie: Prolegomena zu einer jeden künftigen Metaphysik). Danach könnte die Entwicklung der Organismen eigentlich nicht in der Zeit erfolgt sein, da Zeit und Raum eben nur rein subjektive Faktoren sein sollen. Diese Kant-Schopenhauer'sche Lehre bedarf jedoch der Ergänzung: auch wenn Zeit und Raum Anschauungsformen von uns und uns a priori gegeben sind, so muß ihnen doch je etwas Reales, d. h. unabhängig von uns Existierendes, entsprechen. Man vergl. darüber auch E. von Hartmann: System der Philosophie im Grundriß. Bd. I: Grundriß der Erkenntnislehre, 1907, in welchem Hartmann den „transzendentalen Realismus" begründet, welcher „als der einzige erkenntnistheoretische Standpunkt übrigbleibt, bei dem die Naturwissenschaft einen Sinn hat" (p. 122). — Da ich durchaus Hartmann's Ansicht beipflichte, so gehe ich auf die Ansichten anderer nicht ein, wie etwa diejenige Wundt's (System der Philosophie) oder Ziehen's, nach welchem nicht nur „Ding" sondern sogar „Ich", als ausschließlich komplexe Vorstellungen, keine Realität sollten haben können; ja, außer ihrer Existenz als Vorstellungen, nicht einmal einen Sinn. (Th. Ziehen: Psychophysiologische Erkenntnistheorie, 2. Aufl., 1907, Jena). — Das neueste, soeben erschienene, große Werk Ziehen's über die Erkenntnistheorie (1913, Jena, Gustav Fischer), kann ich nur dem Titel nach noch anführen, da sein Inhalt mich viel zu weit führen würde.

Auch J. Rosenthal, in seinem Lehrbuche der allgemeinen Physiologie (1901, Leipzig, Georgi), widmet dem Probleme der Erkenntnistheorie, als einer sehr ernsten Sache, einige Bemerkungen (p. 2 u. 3, ferner in dem Kapitel „Die logischen Grundlagen der Naturwissenschaften" p. 18—45; ferner p. 89 usf.), und weist demselben vom naturwissenschaftlichen Forschungsstandpunkte aus den richtigen Platz an.

[2] In der großen, dreibändigen Auflage von 1904, die elfte und zugleich letzte, welche Hartmann selbst besorgte, ist der ganze dritte Band der Deszendenzlehre gewidmet, unter dem Titel zweier früherer selbständiger Schriften: „Das Unbewußte vom Standpunkte der Physiologie und Deszendenztheorie" und „Wahrheit und Irrtum im Darwinismus".

Paulsen's: „Die Zukunftsaufgabe der Philosophie" Zeugnis ablegt. Paulsen gibt hier auch eine sehr bemerkenswerte Abgrenzung zwischen den Gebieten der Naturwissenschaft und der Philosophie; indem er der „Physik", im weiten, ursprünglichen Sinne der Alten, außerordentlich weite Grenzen zieht zur Erklärung der gesamten physischen Welt, einschließlich aller Lebensvorgänge, ohne Zuhilfenahme metaphysischer und transzendenter Begriffe, wie Seele, übernatürliche, bewußt wirkende Kräfte u. dergl., dagegen ausschließlich durch immanente Prinzipien, aus einem in sich geschlossenen Kausalzusammenhange; der Philosophie hingegen, abgesehen von der Ethik, nur erkenntnistheoretische und metaphysische Betrachtungen über die physische Welt zugesteht, nicht in der Form von notwendigen Sätzen oder ewigen Wahrheiten, sondern in Gestalt von möglichen und glaublichen Ansichten, „vernünftiger Gedanken" nach den Worten des Philosophen Wolff. Dabei mißt Paulsen der „Physik" „den Charakter der eigentlichen Wissenschaft" zu, nicht der Philosophie.

Es ist also gar nicht richtig, wenn Fleischmann so ganz allgemein behauptet, die Philosophen gebrauchten das Wort Entwicklung nur zur Bezeichnung einer bestimmten Folgereihe von Begriffen, d. h. einer logischen Ordnung oder Disposition derselben. Schelling und Hegel haben es wohl getan, aber nicht die Philosophen überhaupt. Auf Schelling und Hegel aber geht die Naturwissenschaft am besten nicht mehr zurück, nachdem sie sich, unter langem Kampfe, endlich, zu ihrem eigenen größten Vorteile und Segen, von denselben befreit hat. Da andererseits, wie soeben dargetan, Philosophen ersten Ranges den Begriff Entwicklung durchaus im Sinne der Naturwissenschaft selbst gebraucht haben und die neuere Philosophie sich längst mit diesem Begriffe abgefunden hat, so dürfte Fleischmann's Berufung auf die Philosophie und sein Beweis, daß der naturwissenschaftliche Begriff Entwicklung seine Entstehung lediglich einem logischen Mißverständnisse verdanke und einer beklagenswerten Vernachlässigung der logischen Denkgesetze durch die Naturforscher, durchaus hinfällig und als mißglückt zu betrachten sein. Ich glaube: die Erfolge der modernen Naturwissenschaft sind der beste Beweis dafür, daß auch die Naturforscher mit den logischen Denkgesetzen vertraut sind und umzugehen wissen. Die Abstammungslehre, mit allen ihren Konsequenzen, gehört durchaus nur ins Gebiet der Naturwissenschaft, insbesondere der Biologie, und kann von irgendwelchen philosophischen Spekulationen nach Art der Hegel'schen oder Schelling'schen Schule nicht im mindesten beeinflußt, zerstört und beschränkt werden. „Die strenge Durchführung des Kausalitätsprinzips — sagt Fr. A. Lange sehr richtig (a. a. O. p. 344) — unter Beseitigung aller unklaren Annahmen von Kräften, die aus bloßen Begriffen abgeleitet werden, muß für das gesamte Feld der Naturwissenschaften der leitende Gesichtspunkt bleiben . . ." und weiter: „keine Bekämpfung des Darwinismus ist naturwissenschaftlich berechtigt, welche nicht in gleicher Weise wie der Darwinismus selbst von dem Prinzip der Erklärbarkeit der Welt unter durchgehender Anwendung des Kausalitätsprinzips ausgeht." Das könnte ganz speziell für Fleischmann geschrieben sein.

Nach alledem steht es doch wohl fest: Fleischmann beruft sich, zur endgültigen Aburteilung der Berechtigung des naturwissenschaftlichen Entwicklungsbegriffes und der Entwicklungslehre, gänzlich mit Unrecht auf die Philosophie und die Philosophen; von dieser Seite drohen der Deszendenzlehre keine wirkungsvollen Angriffe mehr, die Philosophie rechnet längst mit ihr, als einer gegebenen und berechtigten Tatsache von außerordentlicher Tragweite.

Ich habe im vorhergehenden möglichst Philosophen und Lehrer der Philosophie zu Worte kommen lassen, um von vornherein dem möglichen Einwande zu begegnen, daß meine eigene philosophische Anschauung und Überzeugung gegen Fleischmann und seine philosophischen Autoritäten nicht stichhaltig seien.

Soviel über die philosophische Seite des Fleischmann'schen Einwandes.

Was nun die naturwissenschaftliche Seite anbelangt, so darf man wohl ruhig aussprechen, daß an Fleischmann's Kritik die Deszendenzlehre gewiß nicht zugrunde geht. Das lehrt die biologische Literatur der Gegenwart mit einer nicht zu verkennenden, außerordentlichen Deutlichkeit: wir erleben zurzeit geradezu einen neuen Aufschwung der Entwicklungslehre, eine Vertiefung und Erweiterung ihrer Probleme, eine Förderung ihrer tatsächlichen Begründung, daß man meinen sollte, auch Fleischmann könnte sich dieser Erkenntnis nicht verschließen.

Auch ich, für meine Person, habe mich nicht überzeugen können, daß Fleischmann's Darlegungen naturwissenschaftlicher Art irgend eine Beweiskraft gegen die Richtigkeit der Entwicklungslehre und der Berechtigung des Entwicklungsgedankens beanspruchen können. Ich bin sogar der Meinung, daß derjenige, welcher sich lange und gründlich z. B. in eine größere Schmetterlingssammlung, namentlich geschlossen lokaler Natur[1], vertieft hat, zu der Ansicht kommen muß, daß viele dieser Tiere heute noch, oder gerade heute, vor unseren Augen, in Umbildung begriffen sind. — Vor allem aber meine ich, daß, wer sich je in die vergleichende Genese der Medusen vertieft und sich klar gemacht hat, was es bedeutet, daß ein vom festsitzenden, gestielten und becherförmigen Polypen so verschiedenes Tier, wie die freischwimmende, glocken- oder schirmförmige Meduse eines ist, am Polypen entsteht (während diese wieder, auf geschlechtlichem Wege, Polypen erzeugt), und dann weiterhin beachtet und genügend gewürdigt hat, daß in der aufsteigenden Reihe der marinen Hydrozoen, in gewissen Formen, sich eine vollständige Unterdrückung der Polypengeneration, also eine genetische Emanzipation der Medusen von ihrem ursprünglichen Mutterboden, angebahnt, in anderen Formen bereits vollkommen vollzogen hat, derart, daß in *Cunina* (Narcomedusen) zwar noch ein „polypoider" Embryo entsteht, an diesem jedoch die Medusenknospung so früh beginnt, daß der Polyp gar nicht mehr zur vollen Entwicklung kommt, sondern bei der Ablösung der Medusen zugrunde geht, und daß dann in der Genese der Trachomedusen die Polypengeneration ganz ausgefallen und unterdrückt ist, in dieser Gruppe also aus dem Ei des Geschlechtstieres, also der Meduse, wieder direkt und sofort eine Meduse hervorgeht (und nicht, wie sonst, zuerst ein Polyp, und aus diesem dann erst die Medusen), ich sage, wer sich das alles vergegenwärtigt, dabei der großen morphologischen Differenzen zwischen Polypen und Medusen gedenkt und sich schließlich noch die weitgehende Differenzierung und Arbeitsteilung in den Siphonophoren vergegenwärtigt, der, meine ich, muß Goette zustimmen, wenn er, in seinem Lehrbuche der Zoologie (1902), nach Auseinandersetzung aller dieser Verhältnisse, (auf p. 107) zu dem

[1] Wie sie z. B. mein Vater in seltener Vollständigkeit besessen und uns zu außerordentlicher Belehrung gedient hat und heute noch dient.

Schlusse kommt: „So liefern uns die Hydrozoen ein Beispiel einer noch unmittelbar wahrnehmbaren Deszendenz verschiedener Formen aus einander, wie es überzeugender und umfassender nirgends mehr vorkommt.“ Was sich hier, in dem Formenwechsel der Hydropolypen, vor unseren Augen vollzieht, ist eben das, was man Deszendenz zu nennen hat und nennt; daher die Deszendenz durch dieses Beispiel als Tatsache, als sichtbare Tatsache erwiesen und bewiesen wird. So ist denn auch Goette wieder im Rechte, wenn er an anderer Stelle seines Lehrbuches (auf p. 13), gerade auf Grund des Beispieles der Polypen und Medusen und der Abstammung dieser Tiere, die so verschieden sind, daß man sie „ohne Kenntnis ihres unmittelbaren Zusammenhanges für Vertreter verschiedener Ordnungen erklären müßte“, voneinander, sagt: „Da dieser Vorgang einer weitgehenden Descendenz unmittelbar wahrnehmbar ist, so bestätigt er, daß die Blutsverwandtschaft, die nach den früher angeführten Beispielen so häufig auf vergleichend-anatomischem und entwicklungsgeschichtlichem Wege erschlossen werden kann, nicht bloß eine hypothetische, sondern eine durchaus reale Bedeutung hat[1]“.

Diese Bewertung des ganzen genetischen Zyklus der Hydropolypen ist und bleibt meines Erachtens ganz unabhängig von der Stellung, welche man einnimmt zur Frage der speziellen Entwicklungsgeschichte der Medusen. Es gibt da bekanntlich zwei Ansichten, eine ältere, zur Zeit durchaus herrschende und allgemein angenommene, und eine neuere, 1907 durch Goette, in einem großen Werke, auf Grund umfassender entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen, aufgestellte.

Nach der alten Ansicht ist die Meduse ein freigewordener Polyp und aus dem Polypenköpfchen, durch Umformungen, etwa in der Weise, wie es Richard Hertwig in seinem Lehrbuche der Zoologie (3. Aufl., 1895, p. 195) erläutert, hervorgegangen; und zwar dadurch, daß sich das Peristoma des Polypenköpfchens mitsamt der Proboscis zwischen Tentakelkranz und Proboscis einsenkte, ein Vorgang, durch welchen das Köpfchen, bei zunehmender Verkürzung der Längsachse und Verlängerung der Querachse, zur Glocke oder Umbrella, mit einer konvexen aboralen Seite (Exumbrella) und einer konkaven oralen Seite (Subumbrella), umgeformt, und der ursprüngliche, einfache und schlauchförmige Darm des Polypen in zwei miteinander zusammenhängende Abschnitte zerlegt wurde: einen zentralen, hauptsächlich der Proboscis (Manubrium) zukommenden (Zentralmagen), und einen peripheren, in der Umbrella gelegenen Abschnitt; aus dem letzteren wären dann, durch bestimmt geartete und gerichtete, d. h. in vier Meridianen erfolgende Verschmelzung des oralen und aboralen Entodermblattes, die Radialkanäle (ursprünglich und in der Regel vier an Zahl) hervorgegangen, welche einerseits vom Zentralmagen ausgehen (also mit diesem zusammenhängen), andererseits peripher, im Schirmrande, durch einen Ringkanal untereinander verbunden sind. Die Stützlamelle der Fußscheibe und des Mauerblattes des Polypen wären zur Gallertschicht des Medusenschirmes geworden. — Die Gonophoren sind bei dieser Auffassung (in verschiedenem Grade) rudimentäre Medusen, welche polypenähnlich, d. h. vor allem wieder am Stocke sessil geworden sind, und in welche die am Stamme des Polypen entstandenen Geschlechtszellen hineinwandern, um in ihnen zu reifen und die Embryonalentwicklung durchzumachen.

Nach Goette (1907) wäre dies alles anders.

Zunächst entstehen nach ihm die Radialkanäle nicht als Aussparungen bei einer Verschmelzung der einander gegenüberliegenden (oralen und aboralen) Teile des Entoderms, sondern werden als vier, durch Falten voneinander getrennte Rinnen des Knospenentodermes angelegt und wachsen dann, entlang dem Glockenkerne, als vier Divertikel zu den Radialkanälen aus, um an der Peripherie sich zu verbreitern, schließlich miteinander zu verschmelzen und so den Ringkanal zu bilden. — Am wichtigsten aber ist Goette's Stellung (s. namentlich p. 263—307) zur Frage der Beziehungen der Medusen zu den übrigen Geschlechtsindividuen des Stockes, insbesondere den Gonophoren. Diese sind ja, wie gesagt, nach der herrschenden Ansicht, aus den Medusen hervorgegangen, durch (aus biologischen Gründen erfolgten) Verlust des freien Lebens und damit zusammenhängende, mehr oder weniger weit getriebene Rückbildungen. Goette dagegen vertritt den gerade entgegengesetzten Standpunkt: nach ihm sind die Gonophoren keine zurückgebildeten und wieder sessil gewordenen Medusen, sondern befinden sich in progressiver Entwicklung, in der Richtung zu den Medusen hin, so daß also die Medusen auf dem Umwege über die Gonophoren aus den Polypen hervor-

---

[1] Es darf hier bemerkt werden, daß schon K. E. von Baer, 1876, in seinen „Reden, gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen etc.“, 2. Bd., in dem Kapitel 5 („über Darwin's Lehre“), neben der Metamorphose (z. B. der Insekten) und vielen palaeontologischen Tatsachen und Ergebnissen (z. B. Kowalewsky's berühmten Untersuchungen über die Huftiere der Vorzeit und Gegenwart), den Generationswechsel und die heterogene Zeugung, unter ausdrücklicher Berufung u. a. auch auf die Medusen und Polypen (p. 451 ff.), als Zeugnisse und Beweise für die Tatsächlichkeit der Umwandlung oder Transmutation im Tierreiche angeführt hat.

Baer ist bekanntlich durchaus nicht ein vollständiger Gegner der Entwicklungslehre gewesen, im Gegenteile: im allgemeinen durchaus ein Freund derselben. Darüber läßt seine Darstellung gar keinen Zweifel. Aber er ist allerdings geneigt, eine Umwandlung nur in kleinerem Kreise oder Bereiche als erwiesen und wohl auch möglich zuzulassen; z. B. eine Entstehung nahe verwandter Formen aus einer Grundform durch Umwandlung, also etwa der einzelnen Arten einer „Sippe“, aber auch nahe verwandter Sippen, also z. B. der Sippen einer Familie aus einer Grundform. Dagegen ist er nicht geneigt, dieselbe für die Haupttypen oder Klassen, oder für die Gesamtheit der Tierwelt, als eines einzigen, großen, zusammenhängenden Ganzen, zuzulassen; also z. B. nicht die Umwandlung eines Haupttypus in einen anderen, z. B. nicht den Übergang von den Reptilien zu den Säugetieren. Doch sagt er an zwei Stellen (p. 383 u. p. 421), er wünschte, daß die Transmutation auch für die großen Typen (z. B. für bestimmte niedrige Wirbeltierklassen in Beuteltiere und diese in placentale Säugetiere, p. 383), sowie für die höheren Lebensformen erwiesen, d. h. als tatsächlich vorhanden oder geschehen, nicht etwa nur als möglich erwiesen oder nur logisch gefordert sei. Das heißt doch: Baer wünscht, daß die Deszendenz in ihrem großen und gesamten Umfange als Tatsache erwiesen sei; im kleineren Kreise läßt er sie ja gelten und ist geneigt, sie für erwiesen zu erachten. So kann nur ein Freund unserer Lehre schreiben.

Die Urzeugung (generatio aequivoca s. primitiva) erkennt Baer ausdrücklich als notwendig zu fordernd, und als auch gewiß erfolgt an; ja er läßt sie sogar öfters und wiederholt erfolgt sein.

gegangen seien; die Gonophoren aber wären danach direkt aus den Hydranthen entstanden. Goette entnimmt die Gründe seiner Ansicht der Entwicklungsgeschichte, vor allem der Vergleichung der Gonophorenentwicklung mit der Polypen- und Medusenentwicklung.

Näher kann ich auf diese wichtige und schwierige Frage hier natürlich nicht eingehen; vor allem natürlich als Anatom, welcher sich nicht selbst mit dem Studium der Entwicklung der Medusen an eigenen Präparaten befaßt, sondern nur aus dem Studium der einschlägigen Literatur, soweit sie ihm zugänglich war, seine Kenntnisse von diesem Gegenstande erworben hat, auch kein Urteil abgeben über die Berechtigung der einen oder anderen Anschauung. Wer ein kurzes und klares, zum Teil auch kritisches Referat dieser Frage und ihres Standes kennen und benützen will, sei auf Korschelt-Heider, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, allgemeiner Teil, I 2, Kap. 9, p. 532—552, verwiesen.

Mag nun der Kritik der Zukunft die alte und noch herrschende Lehre standhalten und sich als berechtigt erweisen, oder mag sich schließlich Goette's Anschauung, gleich so manchem anderem, was von diesem Autor ausgegangen ist, als richtig durchsetzen, davon wird meines Erachtens der hohe deszendenztheoretische Wert der Tatsache der Entstehung der Meduse am Polypenstocke, in dem vorgetragenen Sinne, unberührt bleiben.

So haben wir also in dem angeführten Beispiele, welches dem Generationswechsel der Hydropolypen entnommen ist, unter allen Umständen ein tatsächliches Beispiel unzweifelhafter Deszendenz, d. h. Entwicklung im naturwissenschaftlichen Sinne; ein Beispiel, welches zwar nichts mit der logischen Entwicklung der Begriffe nach Hegel zu tun hat, aber auch dann nichts von seinem hohen Werte für die Naturwissenschaft, insbesondere die Morphologie, und zwar in deszendenztheoretischem Sinne, einbüßen würde, wenn alle Philosophen sich gegen die Berechtigung des naturwissenschaftlichen Entwicklungsbegriffes aussprächen; was aber in Wahrheit gar nicht der Fall ist, indem, wie oben gezeigt, sogar Philosopen ersten Ranges, z. B. Schopenhauer, direkt für diesen Begriff, in naturwissenschaftlichem Sinne, eingetreten sind, und Schopenhauer insbesondere noch lange vor Darwin's Werk. Die logische Entwicklung der Begriffe aber ist gewiß nichts Primäres in der Welt, sondern erst etwas sehr Sekundäres, d. h. etwas erst sehr spät Hinzugekommenes, indem dieselbe erst auf der höchsten Stufe der animalischen Organisation möglich geworden und eingetreten, uns auch nur von dieser bekannt ist, d. h. auf derjenigen Stufe, auf welcher sich zum Verstande oder Intellekte, als dem in der Tierreihe allmählich gewordenen und aufsteigend immer mehr vervollkommneten Anschauungsvermögen an der Hand der Kausalität, die Vernunft hinzugesellt hat, d. h. die Fähigkeit, mit abstrakten, d. h. aus der durch die Sinnes- und Verstandestätigkeit vermittelten Erfahrung abstrahierten Begriffen zu operieren, und zwar losgelöst von den vorausgegangenen Erfahrungen, aber immer auf der unentbehrlichen Grundlage derselben. Die Methode dieses Operierens mit abstrakten Begriffen, also des Denkens (abstrakten Denkens), ergibt sich aus den Gesetzen der Logik und hat diesen zu folgen. Die logischen Gesetze aber beruhen auf verschiedenen Normen, wie z. B. dem Satze des Widerspruches usf., welche in letzter Linie, d. h. genetisch, wieder Abstraktionen der (sinnlichen und intellektualen) Erfahrung entstammen. Diese höchste Stufe, auf welcher erst Begriffe, Logik und damit Schließen möglich sind, ist, ganz im allgemeinen, der Mensch; und zwar in höherem Maße und Sinne erst auf höherer Stufe des Menschengeschlechtes. Doch sei dabei ausdrücklich betont, daß natürlich auch dieses Operieren mit abstrakten Begriffen, das Schließen und Urteilen, kurz, das abstrakte Denken oder die Tätigkeit der Vernunft, diese höchste Fähigkeit des Geistes, als einer Funktion des Gehirnes, gleich dem Intellekte, allmählich genetisch geworden ist, und mit ihren Wurzeln bis ins Tierreich hinabreicht, insbesondere in die Reihe der höher stehenden Säugetiere, vor allem der höheren, unmittelbar unter dem Menschen stehenden Primaten.

Nach dem hier Vorgetragenen können wir, meines Erachtens, die Deszendenz geradezu als Tatsache betrachten, dieselbe zum mindesten wie eine solche behandeln: denn für eine Klasse ist sie als Tatsache erwiesen. Ich meine nun aber: ist dies der Fall, ist die Deszendenz für eine Gruppe als Tatsache erwiesen, so ist damit, wenngleich die Tatsächlichkeit auch nur für eine Gruppe erwiesenermaßen feststeht, wenigstens die Möglichkeit derselben für das ganze Reich der Organismen dargetan. Sind dann noch die übrigen Tatsachen so gelagert, wie es in Wirklichkeit mit der überwiegenden Mehrzahl der ontogenetischen, vergleichend-anatomischen und palaeontologischen Tatsachen der Fall ist, daß sie, in Summa, alle auf das gleiche Ziel hindrängen, nämlich auf die Annahme der Transmutations- oder Deszendenzlehre, als der, wie Schopenhauer, also ein spekulativer Philosoph, allerdings ersten Ranges, schon um 1850 sagte, einzigen rationellen, d. h. vernünftigerweise denkbaren Entstehungsart der Spezies, die sich ersinnen läßt, so kann die Entwicklungs- oder Deszendenzlehre in naturwissenschaftlichem Sinne auch als bewiesen gelten, und ist nicht mehr bloß als Hypothese zu betrachten, sondern hat soweit als Tatsache erwiesen zu gelten, wie es bei einer so umfassenden Anschauung nur gewünscht und erwartet werden kann, und wie es selbst in der Lehre von der Gravitation oder gar den Atomen nicht besser gestellt ist.

Ich habe mich also nicht überzeugen können, daß Fleischmann mit seinen antideszendenztheoretischen Bestrebungen recht hat, oder auch nur auf dem richtigen Wege ist. Insonderheit erachte ich seine „philosophischen" und „logischen" Gegenargumente, unter Berufung auf Hegel, für ganz nichtig und unhaltbar, und führe als philosophische Zeugnisse der Berechtigung meiner Ansicht die Werke der oben von mir genannten Philosophen an.

Auch ist es ganz und gar nicht richtig und grundlos, wenn Fleischmann (s. oben!) sagt, viele Anatomen der letzten Jahrzehnte hätten sich nicht klar gemacht, daß die vergleichende Betrachtung lediglich allgemeine Begriffe erzeuge, welche die Subsumption möglichst vieler Einzelfälle gestatten, aber nie und nimmer eine reelle Urform entdecke, welche gewissermaßen das anatomische Ahnenmaterial gewesen wäre und sich später in die verschiedenen Artfälle differenziert hätte. Glaubt Fleischmann, daß ein Huxley, K. E. von Baer, Gegenbaur, um nur diese Wenigen zu nennen, welche doch auch solche Grund- oder Urformen annahmen und als möglich erachteten und daher auch als notwendig fordern konnten, daß diese bedeutenden Männer sich nicht auch diese Frage vorgelegt und beantwortet hätten? Oder daß denselben die nötige Klarheit ermangelt hätte? Doch wohl ganz gewiß nicht. Sie sind aber, als sie sich solche Fragen stellten, zu anderen Ergebnissen gekommen als Fleischmann und sein oben angeführter Satz. Sie hatten sich eben, zum Nutzen unserer Wissenschaft, ganz frei gemacht von einer falschen

Philosophie und Logik, wie es die Hegel'sche ist, welche lange genug ihren verderblichen Einfluß, auch außerhalb der Philosophie, und sogar in den Naturwissenschaften, geltend gemacht hatte; und hatten erkannt, daß die Naturwissenschaft am besten fährt, wenn sie sich selbst ihre Methoden, Vorstellungen, Begriffe und dann auch Anschauungen und Überzeugungen schafft, und dieselben nicht von der rein spekulativen, deduktiven, den Boden aller Erfahrung verlassenden (und mit Absicht verlassenden) „Philosophie" aus dem Anfange des 19. Jahrhunderts übernimmt oder sich vorschreiben läßt. Und auch die Logik nicht. Denn: bei Lichte betrachtet und im Ernste ist die Hegel'sche „Logik" keine Logik, sondern ihr Gegenteil.

So werde ich denn auch in meinen Arbeiten, auch weiterhin, trotz Fleischmann's und seiner Schule Widerspruch, welcher also eigentlich ganz überflüssig ist, auf phylogenetische Fragestellung, phylogenetische Betrachtungsweise und Betrachtungen nicht verzichten. Demgemäß halte ich auch in der Gaumenfrage, um damit wieder auf meinen speziellen Ausgangspunkt zurückzukommen, das Suchen nach Anfängen oder Vorstufen des sekundären Gaumens der Säuger bei den Nonmammalia immer noch nicht nur für erlaubt, sondern sogar geradezu für geboten — und auch für erfolgreich. — Viele von Fleischmann und seiner Schule in dieser Frage gegen mich gerichteten Angriffe und Vorstöße beruhen aber meines Erachtens nur auf dieser Grundgegnerschaft unserer Standpunkte und morphologischen Grundüberzeugungen in Fragen der Deszendenzlehre und phylogenetischen Betrachtungsweise. Womit dieselben, nach dem Gesagten, meines Erachtens, erledigt sein müssen.

β) Das Primordialskelett des Mandibularbogens.

1. Das Palatoquadratum (Fig. 1, 2 und 3, Taf. 1, 2 und 3).

Das Palatoquadratum besteht aus drei Teilen: der caudal gelegenen, mächtig entwickelten, ganz auffallend großen Pars quadrata, der Grundlage des späteren Os quadratum; dem Processus pterygopalatinus, und dem die Grundlage des knöchernen Epipterygoid bildenden, dem Processus pterygopalatinus etwas nach vorn vor der Mitte auf der oberen Seite aufsitzenden Processus epipterygoideus s. ascendens. Ich schlage vor, diesen letzten Fortsatz, den Processus ascendens palatoquadrati, als Processus epipterygoideus zu bezeichnen; das ist jedenfalls sprachlich einfacher und entspricht auch genau der Sachlage: aus dem Processus epipterygoideus geht dann, wo vorhanden, das knöcherne Epipterygoid, das Os epipterygoideum, hervor; die sogen. Columella, ein Name, welcher vielleicht auch am besten aufgegeben würde.

Die Pars quadrata (Fig. 1, Taf. 1) erinnert in ihrer Form etwas an diejenige des äußeren Ohres des Menschen; ist aber so gestellt, daß derjenige Teil, welcher der Form nach der *Helix* zu vergleichen wäre, nach vorn und oben gerichtet ist, also umgekehrt ohrförmig. Man kann an ihr zwei Teile unterscheiden, welche aber natürlich kontinuierlich ineinander übergehen: die Pars articularis, welche vorn unten gelegen ist, und die Pars parotica (pars mastoidea, Kunkel), welche sich nach oben und hinten erstreckt.

Als Ganzes hat die Pars quadrata eine vordere, obere und hintere, eine mediale und laterale, schließlich, auf der Gelenkfläche der Pars articularis für das Kiefergelenk, noch eine untere Fläche; einen hinteren, einen medialen und einen lateralen Rand.

Im einzelnen ist die Sache so: Von der lateralen Seite her (Fig. 1, Taf. 1) sieht die Pars parotica ausgehöhlt aus, und zwar so, daß sie, oben und hinten von der Pars articularis, zunächst eine lateralwärts und nach unten offene Rinne, dann aber hinten oben, in unmittelbarer Fortsetzung der Rinne, eine tiefe, caudalwärts gerichtete, nur nach vorn, gegen die Rinne hin, sich öffnende, sonst allenthalben geschlossene Grube oder Tasche bildet. Die ganze Pars parotica ist um ihren hinteren Rand gekrümmt, so daß ihr vorderer, oberer und hinterer Rand die einheitliche konvexe Peripherie des Bogens bilden. Dieser konvexe Rand wird gebildet durch eine in querer Richtung breite Platte, welche, mit der Pars articularis beginnend, sich in großem Bogen auf- und rückwärts, dann abwärts und schließlich horizontal vorwärts wendet. Die Platte hat einen lateralen, freien, und einen medialen, mit der medialen Wand zusammenstoßenden Rand. Sie springt lateralwärts stark vor und begrenzt die erwähnte Rinne vorn und oben und bildet caudal zugleich den hinteren und seitlichen Abschluß der Grube. — Der hintere, zugleich nach unten gekehrte Rand zeigt eine, beim Modellembryo noch ziemlich flache Incisur (Fig. 1 und 3, Taf. 1 und 3), in welcher der Stiel der Bicolumella auris liegt. Die große Rinne dagegen nimmt die Extracolumella auf (Fig. 1, Taf. 1).

Die Pars articularis ist ein unregelmäßiges Vieleck: ihre Vorderseite setzt die vordere Fläche der Pars parotica direkt nach unten fort; ihre untere Fläche bildet zusammen mit der oberen Fläche des Ge-

lenkstückes der Cartilago Meckelii das Kiefergelenk, und steigt dahinter schräg nach oben und caudalwärts auf; die laterale Seite springt, angesichts der über dem Gelenkteile gelegenen Rinne, weit vor, so weit wie der laterale Rand der beschriebenen Vorderseitenplatte der Pars parotica; ihre obere Seite bildet den Boden der Rinne im vorderen Abschnitte; ihre mediale Seite geht ohne Grenze in die mediale Seite der Pars parotica über; ihre hintere Seite, die schmälste von allen, schaut caudalwärts, steht unmittelbar der vorderen Fläche des bei der Bicolumella auris beschriebenen, von der Extracolumella ausgehenden, nach abwärts und vorwärts gerichteten bindegewebigen Stranges gegenüber und setzt sich medialwärts und nach oben hinten in den hinteren unteren Rand der Pars parotica fort. — Die Gelenkfläche besteht aus einem lateralen, in querer Richtung nach unten konvexen, und einem medialen, nach unten und lateralwärts leicht konkaven Teile. Zwischen beiden liegt eine seichte Furche, welche ein klein wenig schräg verläuft, von caudal lateral nach oral medial.

Wichtig ist das Verhältnis zwischen Pars parotica und Ohrkapsel (Fig. 1 und 2, Taf. 1 und 2): Jene legt sich, mit ihrer medialen Seite, an diese von der lateralen Seite her an, und zwar, in sagittaler Richtung, in großer Ausdehnung, vom Gebiete der vorderen Ohrkapselkuppel bis zum Gebiete der Prominentia semicircularis postica, d. h. entsprechend fast der ganzen Länge der Ohrkapsel. Caudal nimmt die Anlagerungsfläche zunächst fast die ganze Höhe der medialen Seite der Pars parotica ein; so ist es etwa bis zum vorderen Ende des Processus paroticus. Weiter nach vorn zu bleibt dann ein, allmählich immer größer werdender, Teil namentlich der unteren (ventralen), aber auch etwas der oberen (dorsalen) Hälfte dieser Seite von der Anlagerung an die Ohrkapsel frei, so daß die Anlagerungsfläche auf einen relativ kleinen, etwas unterhalb des medialoberen Randes des Skelettstückes gelegenen Teil beschränkt bleibt. Ganz vorn rückt dann die Anlagerungsfläche etwas nach oben, so daß der oberste Teil der medialen Wand, bis zum medialoberen Rande hinauf, die Anlagerung vollzieht. Die Anlagerung endigt vorn im Bereiche des vorderen Endes des erweiterten Teiles der Ohrkapselhöhle, welcher die vordere Ampulle beherbergt, hinten im Bereiche des caudalen Endes der Prominentia semicircularis postica. Auf die Ohrkapsel bezogen, erfolgt im einzelnen die Anlagerung in folgender Weise: caudal am Processus paroticus und über demselben an der Seitenwand der Kapsel; davor an der Seitenwand, namentlich im Bereiche der Prominentia semicircularis lateralis und der Prominenz der lateralen Ampulle; ganz vorn im Bereiche der Ampulle des vorderen Bogenganges. — Die Anlagerung nimmt in der Serie des Modellembryos etwa 45 Schnitte von je 60 μ Dicke ein, also etwa 2,7 mm. Nirgends liegt der Knorpel der Pars quadrata palatoquadrati dem Knorpel der Ohrkapsel direkt an, geschweige daß beide miteinander knorpelig verbunden, also verwachsen wären. Vielmehr schiebt sich, in allen Schnitten, Bindegewebe zwischen die beiderseitigen Knorpeln ein, und zwar ziemlich straffes Bindegewebe. Es besteht also keine primordiale Monimostylie, wie ich die durch knorpelige Verwachsung des Quadratum- und Ohrkapselknorpels entstehende Form der Monimostylie genannt habe (1909, Anatom. Anz., Bd. 35, p. 155). Das eingeschobene Bindegewebe ist, wie gesagt, ziemlich straff und von den Perichondrien der Knorpeln nicht zu trennen. Nur in einigen Schnitten, etwa 10, welche caudal vom Bereiche der Bicolumella auris liegen, läßt es in der Serie unregelmäßige Spalträume zwischen seinen Faserbündeln erkennen, welche aber wohl kaum auf eine beginnende Gelenkbildung bezogen werden dürfen, vielmehr als Schrumpfungsprodukte aufzufassen sind. Eine typische Gelenkspalte ist jedenfalls nicht ausgebildet; nirgends, ganz besonders auch nicht im Bereiche des Processus paroticus der Ohrkapsel. Gerade im Gebiete dieses Fortsatzes ist, ebenso wie in der ganzen vorderen Hälfte der Anlagerung, das eingeschobene Bindegewebe sehr fest und ohne jegliche Andeutung einer Spaltbildung im Sinne eines Gelenkes. Auch beim reifen Embryo ist nirgends ein Gelenkspalt zu sehen, wenn auch das Gewebe gerade im Gebiete des Processus paroticus, namentlich nach oben von demselben, etwas lockerer ist als an vielen anderen Stellen. Auch auf dieser Stufe ist in allen Schnitten Bindegewebe zwischen Quadratknorpel und Ohrkapselknorpel eingeschoben[1]. — So ist also, auf den früheren

[1] Bei dieser Gelegenheit einige Worte über die gleiche Gegend der *Hatteria*.
Schauinsland hat (1903, p. 3) angegeben, „daß junge Stadien von *Sphenodon* ein streptostyles Verhalten zeigen“,

Embryonalstufen, zwischen Quadratum und Ohrkapsel weder ein streptostyler Verbindungsmodus da, noch, da auch die Deckknochen auf der Stufe des Modelles die Pars quadrata noch nicht fest einkeilen (nach Art der später vorhandenen, von mir a. a. O. sympektische Form der Monimostylie genannten Verbindungsweise), ein typischer monimostyler Modus, nicht die primordiale, und auch nicht die sympektische Form der Monimostylie. Da wahrscheinlich diese embryonale Verbindungsart, wenn sie so erhalten bliebe und zum Dauerzustande würde, ohne durch die bekannten, später noch hinzukommenden Entwicklungsvorgänge, welche namentlich die Ausbreitung der benachbarten Deckknochen, vor allem des Squamosums und des Pterygoids, sowie die Verbindung dieser Knochen mit dem Quadratteile betreffen, beeinflußt zu werden, gewisse Bewegungen des Quadratums, namentlich Wackelbewegungen desselben, in beschränktem Umfange erlauben würde, so kann man wohl sagen, daß wir es hier, auf den vorliegenden Embryonalstufen, wenigstens soweit das in Rede stehende Verhältnis zwischen Pars quadrata Palatoquadrati und Ohrkapsel in Betracht kommt, mit der Anlage eines kinetischen Schädels, im Sinne von Versluys, zu tun haben; vielleicht nur mit der rudimentären Anlage eines solchen. Das würde zu dem passen, was ich oben (p. 125 und 131/132) gesagt habe: daß der Schädel der Schildkrötenvorfahren kinetisch gewesen sein müsse, im Sinne von Versluys, aber wohl niemals typisch streptostyl gewesen ist.

Etwas nach vorn von dem Processus paroticus der Ohrkapsel schieben sich zwischen die mediale Seite der Pars quadrata Palatoquadrati und die laterale Seite der Ohrkapsel, und zwar unterhalb der gegenseitigen Anlagerung dieser beiden, der Nervus facialis, die Vena capitis lateralis und die Arteria facialis, in der oben schon angegebenen Weise in dorsoventraler Richtung übereinandergelegen, ein.

Ein knorpeliger Anulus tympanicus ist nicht vorhanden (entgegen Parker, 1880, p. 37; in Übereinstimmung mit Gaupp, 1905/06, p. 789, und Nick, 1912, p. 168).

---

indem zeitweise eine, später wieder verschwindende, „gelenkige Verbindung zwischen dem Quadratum und Squamosum“ vorhanden sei. Dieselbe soll dadurch gegeben sein, daß sich, bei jüngeren Embryonen, am Squamosum, und ebenso am Quadratojugale, je eine Gelenkpfanne befände, in welche die entsprechenden Teile des Quadratknorpels, am Squamosum also der Kopf des dorsal-caudalen Teiles, am Quadratojugale der ventral-caudale Teil desselben, hineinragten. — Versluys schon hat (1912, Zoolog. Jahrb., Suppl. XV, Bd. 2, p. 556) dagegen bemerkt, „daß wir in diesem Verhalten bei *Sphenodon*“ keine „Erinnerung an einen ehemaligen, streptostylen Zustand, an eine gelenkige Verbindung von Quadratbein und Squamosum sehen dürfen“, da es sich hier einfach um eine Aneinanderlagerung handle und bisher nichts von einer Gelenkspalte zwischen Quadratum und Squamosum an den fraglichen Stellen bekannt geworden sei.

Nach eigener Prüfung der Sachlage muß ich Versluys recht geben und zustimmen: von einer Erinnerung an einen ehemaligen streptostylen Zustand ist keine Rede. Ich sehe in meinen Embryonalserien von *Hatteria*, an Embryonen zwischen 4 und 6 cm größter Länge, sowie beim soeben ausgeschlüpften Tiere (wobei ich allerdings bemerken muß, daß das letztere schlecht konserviert war und daher weniger maßgebend ist), nicht die Spur eines Gelenkspaltes zwischen den beiden Skelettstücken an den in Rede stehenden Stellen. In zweien dieser Serien ist, in je zwei bis drei Schnitten, dorsal zwischen Quadratknorpel und Squamosum, an einer ganz beschränkten Stelle, ein schlitzförmiger Hohlraum zu sehen; allein es ist dies ganz zweifelsohne das Produkt einer Schrumpfung, da man deutlich die Spuren der gewaltsamen Zerreißung erkennt. Ein Gelenkspalt ist es ganz gewiß nicht. Überall sind Quadratknorpel und Squamosum, soweit sie überhaupt in unmittelbare Beziehung zueinander treten, durch Bindegewebe fest miteinander verbunden. Das Quadratbein kann in einem solchen Falle, bei der großen Ausdehnung der Aneinanderlagerung, nur dann beweglich sein, wenn es die ihm verbundenen Knochen sind, d. h. passiv, infolge Mitbewegung mit den Deckknochen. — Was die von Schauinsland beschriebenen Verhältnisse anbelangt, so sind dieselben auch an meinen Präparaten ohne Mühe zu erkennen und auch von mir schon wiederholt modelliert und auch abgebildet worden (z. B. 1911, Zeitschr. f. Morphol. und Anthropol., Bd. 14, p. 394—397): es handelt sich um nichts anderes als um eine feste Aneinanderlagerung beider Skelettstücke, sowie um die ersten Anfänge der Entwicklung einer neuen Knochenlamelle des Squamosums, welche ich Innenlamelle genannt habe (1909, Anatom. Anz.), und welche, bei anderen Formen, z. B. *Chelone*, weiter entwickelt, sich unter dem Musculus temporalis auf dessen mediale Seite vorzuschieben beginnt, und ihren phylogenetischen Ausläufer in dem medial vom Temporalis gelegenen Schuppenteil des Os squamosum der Mammalia ditremata hat (siehe meine Darlegungen in 1911, Zeitschr. f. Morphol. und Antropol., Bd. 14, p. 395—414). — Die Ontogenese legt also kein Zeugnis für die Annahme ab, daß bei den Vorfahren der *Hatteria* eine gelenkige Verbindung zwischen Quadratum und Squamosum, d. h. also Streptostylie, bestanden habe. Daher bin ich, wie aus anderen Gründen (Schläfenbögenverhältnisse!) auch, überzeugt, daß in der Vorfahrenreihe der *Hatteria* nie streptostyle Formen gewesen sind, sondern nur Formen mit kinetischem Schädel, insbesondere der metakinetischen Schädelform.

Kurz zu gedenken habe ich noch der Beziehungen der Pars quadrata Palotoquadrati zu den benachbarten Deckknochen.

Das Pterygoid legt sich, mit dem lateralen Rande seines caudalen Abschnittes, der medialen Seite des Quadratumknorpels an, etwa an der Grenze zwischen Pars parotica und Pars articularis (Fig. 3, Taf. 3); es reicht auf der Stufe des Modelles caudalwärts bis in die Ebene des oralen Randes der Bicolumella auris.

Das Squamosum deckt, mit seiner Außen- oder Hauptlamelle (wegen dieser Bezeichnung verweise ich auf meine Ausführungen in: 1909, Anat. Anz., Bd. 35, p. 123—126; und 1911, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 14, p. 395—414), die ganze caudale Hälfte der Pars parotica von der lateralen Seite her zu (Fig. 6, Taf. 5); und mit einer (auf der Stufe des Modelles noch kleinen) Innenlamelle (vergl. meine soeben angeführten früheren Ausführungen) die Oberseite des caudalen Teiles der Pars parotica (Fig. 4, Taf. 4). Die Außenlamelle des Squamosums überragt nach oben zu den oberen Rand der Cartilago quadrata beträchtlich (Fig. 4, Taf. 4). Mit der Ohrkapsel steht das Squamosum auf der Stufe des Modelles überhaupt noch nicht in Beziehung (vergl Fig. 4, Taf. 4). Die hier später bestehenden Beziehungen (Fig. 8, Taf. 6) sind also genetisch sekundärer Natur[1].

Das Quadratojugale legt sich, mit der medialen Seite seines caudalen Randes, welcher konkav ist, der vorderen Hälfte des lateralen Randes der Pars parotica an, bis hinab zur Pars articularis, gegen welche sich der Knochen mit seinem unteren Rande anstemmt.

Alle diese Knochen sind natürlich Deck- oder Belegknochen und liegen ganz nach Art solcher dem Knorpel an, d. h. zwischen Knochen und Knorpel ist eine Schicht Bindegewebe eingeschoben, im Gegensatze zu dem Verhältnis zwischen perichondralem Knochen und Knorpel, als wo der Knochen dem Knorpel dicht und unmittelbar anliegt, ohne irgendwelches Dazwischentreten einer trennenden Bindegewebeschicht.

An dem einzigen mir vorliegenden Schädel eines erwachsenen Tieres von *Imbricata* sind noch alle Nähte zwischen den genannten Deckknochen und dem Quadratum vorhanden und zu erkennen. Direkte Verwachsung zwischen den beiden Knochenarten scheint also bei *Imbricata* nicht stattzuhaben[2]. Die Nähte sind aber an dem mir vorliegenden Exemplare sehr eng und fest. An mehreren mir vorliegenden, sehr großen erwachsenen *Midas*-Schädeln hingegen sind diese Nähte, wie überhaupt die Nähte im allgemeinen, viel weiter, auffallend weit und deutlich.

Alles Nähere muß ich mir für den zweiten Teil der Arbeit vorbehalten.

Bei der Verknöcherung geht aus der Pars quadrata Palatoquadrati bekanntlich das Os quadratum hervor, welches in seiner Form durchaus der knorpeligen Pars quadrata entspricht, mit den Ohrkapselknochen, dem Opisthoticum und Prooticum, durch Naht fest verbunden ist und auf der Gelenkfläche der Pars articularis einen Knorpelüberzug trägt. Die Verknöcherung ist bei dem reifen Embryo schon eingeleitet, und zwar durch Bildung perichondraler Knochenlamellen. Diese liegen in meiner Serie hauptsächlich im Bereiche der Pars parotica, und zwar an deren medialer Wand, auf dem unteren Rande und der medialen und lateralen Seite derselben. Die Lamellen sind am unteren Rande und auf der medialen Seite am stärksten und zeigen hier stellenweise schon stark chondrifugale Entfaltung. Abwärts erstrecken sich die Lamellen kontinuierlich bereits auf die Pars articularis, jedoch nur auf den obersten Teil derselben. Die Pars articularis verknöchert also von der Pars parotica aus, in welcher die Verknöcherung beginnt. Frei von Verknöcherung, bezw. perichondralen Knochenlamellen, sind im allgemeinen noch die obere Wand mit ihrem lateralen Rande, sowie caudal, im Bereiche der Grube, alle Wände derselben. Nur auf die mediale Wand der Grube greifen, von vorn her, die perichondralen Knochenlamellen etwas über. Auch auf die Wurzel des Processus pterygopalatinus erstrecken

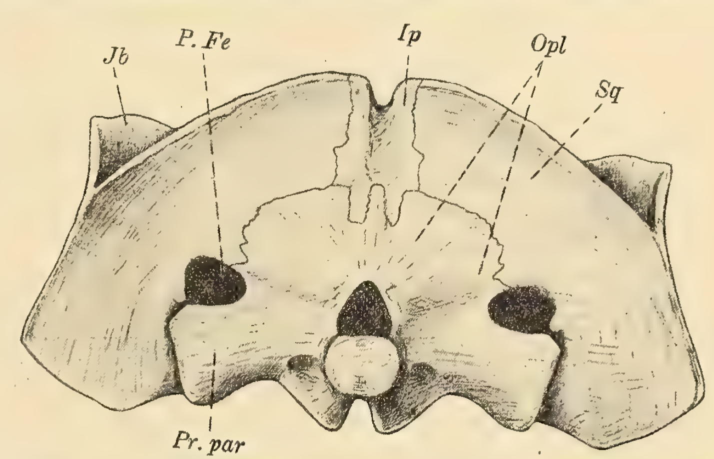
[1] Man vergl. dazu meine vorhin angeführten Auseinandersetzungen im 14. Bande der Zeitschrift f. Morphologie und Anthropologie, 1911; auch vergl. man hierzu die den meinigen einige Jahre vorausgegangenen Untersuchungen und Darlegungen Thyng's (1906).

[2] Wie das z. B. bei anderen Formen vorkommt; z. B. zwischen Quadratojugale und Quadratum bei *Hatteria*.

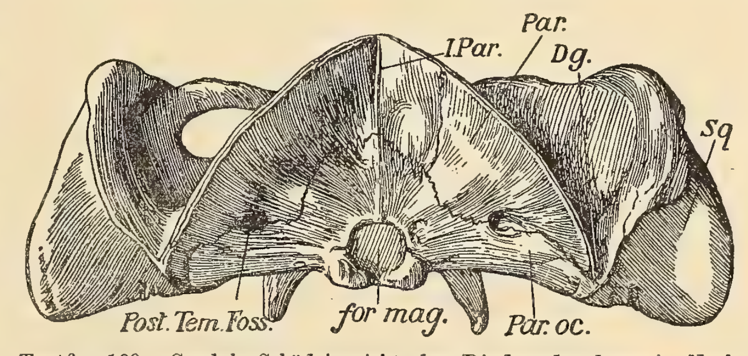
sich die Knochenlamellen, indessen nur auf eine ganz kurze Strecke. — Enchondrale Verknöcherung fehlt noch ganz; auch zeigt der Knorpel noch nirgends typische Vorbereitung zu derselben, nirgends Vergrößerung und Aufblähung seiner Zellen oder dergleichen.

Beim reifen Embryo sind die oben erwähnten Deckknochen, Squamosum, Pterygoid und Quadratojugale, bereits soweit entwickelt, daß sie die Pars quadrata Palatoquadrati fest umschließen. Beim erwachsenen Tiere ist dies nun noch in viel höherem Grade der Fall, derart, daß das Quadratbein wie zwischen die Deckknochen eingekeilt erscheint. Dazu kommt dann noch die sehr straffe Verbindung durch Naht mit den Ossa otica, so daß also auch diese an der Einkeilung des Quadratbeines beteiligt erscheinen, die Einkeilung also durch drei Deckknochen, Squamosum, Quadratojugale und Pterygoid, und zwei primäre Knochen, Opisthoticum und Prooticum, vollzogen wird. Durch diese feste Einkeilung ist das Quadratbein des erwachsenen Tieres völlig unbeweglich geworden; es liegt Monimostylie vor; und zwar diejenige Form, welche ich, eben weil durch Einkeilung des Quadratbeines zwischen andere Knochen bedingt, als sympektische Form der Monimostylie bezeichne [1].

[1] Nachtrag: Bei dieser Gelegenheit will ich gleich eine Bemerkung über das Squamosum der Cynodontia (aus der Gruppe der Theromorphen) anfügen, welche zugleich eine frühere, wahrscheinlich irrtümliche Annahme von mir berichtigen mag. In meiner Arbeit aus 1911 über die Beziehungen der Säuger zu den Theromorphen (Zeitschr. f. Morphol. und Antropol., Bd. 14) ging ich in der Deutung der Squamosumverhältnisse der Cynodonten von der Annahme aus, daß bei diesen Tieren (im Bereiche des Squamosums) kein Temporalkanal mehr vorhanden sei, daß also bei ihnen das Squamosum, außer dem Jochfortsatze und einigen caudalen, Ohrkapselteilen angelagerten Partien, keinen Rest des von mir Außenlamelle genannten Teiles mehr enthalte. Diese Meinung entstand in mir, weil ich in allen mir damals zugänglich gewesenen Abbildungen von Cynodontenschädeln, trotz eifrigen, speziell auf diesen Punkt gerichteten Nachforschens (ich war mir der außerordentlichen vergleichend-anatomischen und auch phylogenetischen Bedeutung, wie ja aus meiner ganzen Darstellung hervorgeht, wohl bewußt), nichts ausmachen konnte, was m. E. mit Sicherheit auf die Anwesenheit eines Temporalkanales konnte schließen lassen. Dennoch habe ich mich offenbar geirrt: in mehreren, inzwischen mir (durch die Güte der Herren Verfasser) zugegangenen neueren Arbeiten (z. B. Versluys 1912, Gregory 1913, Watson 1913) finde ich das Vorhandensein eines Temporalkanales bezw. Temporalfensters am Schädel der Cynodonten mit Bestimmtheit angegeben; ebenso den Kanal abgebildet und auf seine Anwesenheit, als vergleichend-anatomisch wertvoll, hingewiesen. So sagt Versluys (1912, Festschr. f. Spengel, Bd. 2, p. 665): „Das posttemporale Fenster der Anomodontia (unter welchem Namen Versluys die Therocephalia, Theriodontia und Dicynodontia zusammenfaßt; Theriodontia ist aber gleich Cynodontia, welche also Versluys an dieser Stelle auch mit meint) entspricht wohl sicher dem Temporalkanal der Monotremen, der schon als Rest dieses Fensters der Reptilien gedeutet wurde (vergl. van Bemmelen, 1901, p. 772; Gaupp, 1908, p. 739, 778)." Und Gregory (p. 37 und 38): „What could be more mammalian except the mammals themselves, than *Gomphognathus*, in the details of its palate, pterygoids, vomer, alisphenoids, occipital condyles, interparietal, posttemporal canal (cf. *Echidna*) etc, than *Sesamodon*, with its opossum-like zygoma and auditory groove, its infraorbital canal, its nostrils, its lower jaw, its dentition?" Hier ist also die hohe



Textfig. 159. Hintere Schädelansicht von *Lycosaurus*, einem Anomodontier. Nach Versluys (1912, Zoolog. Jahrbücher, Supplement XV, 2. Band, p. 664). *Ip* = Interparietale. *Jb* = Jochbogen. *Opl* — Occipitalplatte. *P. Fe.* = posttemporales Fenster. *Pr. par.* = Processus paroticus. *Sq* = Squamosum. (Bezeichnungen nach Versluys. Nach meiner Ansicht ist der als „Interparietale" bezeichnete Knochen wahrscheinlich das Supraoccipitale. S. den Text).



Textfig. 160. Caudale Schädelansicht des *Diademodon browni*. Nach D. M. S. Watson (1911, The Skull of *Diademodon*, p 300). Bezeichnungen Watson's: *Dg* = digastric groove. *for. mag.* = foramen magnum. *I. Par.* = interparietal. *Par* = parietal. *Par. oc.* = paroccipital proceß. *Post. Tem. Foss.* = posterior temporal fossa. (Bezüglich des „Interparietale" s. meine Bemerkung in der Erklärung der Textfig. 159, H. F.)

Bei der festen Verbindung zwischen Quadratbein und beiden Ossa otica (Pro- und Opisthoticum) wird ein Loch für die Arteria facialis ausgespart, welches an der Grenze von Pro- und Opisthoticum, zwischen diesen beiden Knochen und dem Quadratbeine gelegen ist und sich nach oben, in die Temporalgrube, öffnet.

An dem einzigen mir zur Verfügung stehenden Schädel einer erwachsenen *Chelone imbricata* ist das Quadratum nicht ganz verknöchert, wobei ich selbstverständlich von der knorpelig bleibenden Facies articularis des Gelenkteiles absehe: der hinterste, caudale Teil der Pars parotica, welcher am Embryonalschädel der beschriebenen Grube entspricht, ist offenbar nicht verknöchert gewesen; hier hat das Quadratbein einen Defekt

---

Bedeutung des Temporalkanales genügend betont. Nebenbei darf ich wohl hervorheben, daß der ganze Gedankengang Gregory's, was die Beziehungen der Mammalia zu den Cynodontia betrifft, sich in den meisten Punkten, namentlich der soeben angeführten, durchaus in den Bahnen bewegt, welche ich in meiner in Rede stehenden Arbeit aus 1911 ebenfalls eingeschlagen hatte. Damit will ich den verdienstvollen Erörterungen des Autors aus 1910, welche also den meinigen noch vorausgegangen sind und den gleichen Gegenstand betreffen, ihre Priorität nicht strittig machen. — Daß am Schädel der Therocephalia und Dicynodontia ein Temporalkanal bezw. Temporalfenster vorhanden ist, das habe auch ich (1911) angenommen. Mein Zweifel galt also nur den Cynodontenverhältnissen; ich gebe ihn hiermit jetzt auf. — Indessen möge doch hervorgehoben werden, daß damit noch nicht alle Schwierigkeiten in der Deutung der betreffenden Gegend des Cynodontenschädels beseitigt sind. Zum Beweise dessen gebe ich, in den Textfig. 159 und 160, p. 239, zwei Abbildungen von Cynodontenschädeln in caudaler Ansicht wieder, mit den Erklärungen und Deutungen der Skeletteile der Autoren: 1. *Lycosaurus*, nach Versluys (1912, p. 664); 2. *Diademodon* (*browni*), nach Watson (1911, p. 300): wie aus den Bezeichnungen und Figurenerklärungen der Autoren hervorgeht, bezeichnet Watson ein Knochenstück, welches Versluys noch zum Squamosum (Sq) rechnet und das die laterale Wand des Temporalfensters (P. Fe in Fig. 159, und Post. Tem. Foss. in Fig. 160) bildet, als Parietale (Par). Ein Blick auf die Figuren lehrt sofort, daß je nach der Anerkennung der einen oder anderen Deutung als berechtigt die Auffassung der ganzen Gegend, namentlich auch des temporalen Fensters, doch recht verschieden ausfällt. Auch ist sonst die Anordnung der Teile nach Versluys doch etwas anders als nach Watson. Hier erscheint mir also doch noch nicht alles mit genügender Sicherheit und Deutlichkeit aufgeklärt.

Nebenbei bemerke ich noch, daß ich früher schon (1911, Zeitschr. f. Morphol. und Anthropol., Bd. 14, p. 392, in der Erklärung der Fig. 26) den hier auch von Versluys und Watson als Interparietale bezeichneten Knochen vermutungsweise als Supraoccipitale gedeutet habe (in der angeführten Figur speziell für einen Dicynodonten [sive Anomodonten, wie ich dieselben bezeichne], nämlich Ptychosiagum). Es erscheint mir auch heute noch meine Auffassung richtig und besser als die andere. Ich stelle mir also vor, daß bei den Cynodonten und Anomodonten (Dicynodonten) — ob bei allen lasse ich dahingestellt — der obere Rand des Foramen magnum nicht vom Supraoccipitale gebildet wurde, sondern, ähnlich wie bei manchen Mammalia (z. B. *Didelphys*, *Bos*), von den beiden, durch Naht (Ptychosiagum, siehe meine soeben angeführte Figur) oder Synostose (siehe die nebenstehenden Figuren von *Lycosaurus* und *Diademodon*), dorsal vom Foramen, miteinander vereinigten Exoccipitalia. Der als Interparietale bezeichnete Knochen wäre dann das Supraoccipitale, welches also, wie bei *Didelphys* und *Bos*, von der Begrenzung des Foramen occipitale magnum ausgeschlossen wäre. Das wäre eine weitere Übereinstimmung mit manchen Mammalia, namentlich *Didelphys*. — Das Interparietale fasse ich, wie ich schon einmal betont habe (1909, Verhandl. der anatom. Gesellsch. zu Gießen, Diskussion zu meinem Vortrage, in der Beantwortung einer von Prof. Martin an mich gerichteten Frage), nicht, wie z. B. Joh. Ranke (1899, 1913, p. 249—259) und von Huene (1912), welche die „Dermosupraoccipitalia“ (v. Huene, besser würde er gesagt haben: die Postparietalia) der Stegocephalia und Cotylosauria als homologe Skelettstücke zum Vergleiche heranziehen, es tun, als Deckknochen, sondern, auf Grund der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen Forster's (1902) am Schweine, als einen primären, also knorpelig präformierten, d. h. Ersatzknochen, auf, dessen knorpelige Präformation allerdings in der Regel in der Ontogenese ganz oder fast ganz unterdrückt ist (beim Schwein ist sie, nach Forster [1902] noch vorhanden)*, und welcher einen (unter dem Einflusse der Vergrößerung des Gehirnes und damit der Schädelkapsel) selbständig gewordenen Teil des Supraoccipitale bezw. eine selbständig gewordene Verknöcherung in dem, auch das Supraoccipitale präformierenden Gewebe, ganz allgemein also des Tectum posterius, dessen Knorpelcharakter teilweise reduziert ist, vorstellt. Auf die Literatur dieser Frage gehe ich hier nicht ein. — Durch den Besitz eines Temporalkanales oder Temporalfensters ist die Übereinstimmung oder Ähnlichkeit des Cynodontenschädels mit dem Monotremenschädel größer, als ich früher (1911) angenommen und zugegeben habe. Dennoch besteht, soweit ich die Sache zurzeit beurteilen kann, hier immer noch ein nennenswerter Unterschied gerade gegen *Echidna*, bei welcher, wie ich früher (1911, p. 395—414) ausführte, das Squamosum noch keinen Schuppenteil wie dasjenige der Mammalia ditremata hat, d. h. noch keine Innenlamelle, sondern die ganze Squamosumplatte noch Außenlamelle, d. h. lateral vom Temporalis gelegen ist, während die Innenlamelle, die Schuppe, der Ditremata medial vom Muskel liegt; die Cynodonten aber hatten auch schon eine Innenlamelle, und die Außenlamelle ist, im Vergleich zu *Echidna*, in sagittaler Richtung reduziert.

---

* Forster faßt (p. 145) seine Ergebnisse folgendermaßen zusammen: „Es entsteht das Os interparietale beim Schweine durch endo- und perichondrale Ossifikation in knorpeliger Grundlage.“ — „Dieses knorpelige Interparietale entsteht durch mediane Verschmelzung zweier von dem vorderen Rande der Cartilago des Supraoccipitale beiderseits von der Medianlinie, ganz nahe aneinander entspringenden, kurzen, knorpeligen Fortsätze, welche sich zu einem einheitlichen Fortsatze verbinden. Dieses Verhältnis ist aber nur in den allerfrühesten Stadien der Entwicklung nachzuweisen. Oft ist dieser Fortsatz mit Knorpelmassen seitlich in Verbindung, die ihrerseits kontinuierlich in die Cartilago des Occip. sup. übergehen. Derselbe verliert mit der weiteren Entwicklung seine knorpelige Verbindung nach den Seiten und nach hinten und wird selbständig.“

welcher dadurch ausgezeichnet ist, daß der Knochen mit einer rauhen Fläche abschließt, wie man sie sonst am Übergange von primordialem Knochen in Knorpel dann sieht, wenn man den Knorpel durch Maceration entfernt. Offenbar ist in dem Falle des mir vorliegenden Schädels das letztere auch geschehen, denn von dem Knorpel ist nichts mehr zu sehen, und es liegt hier, von der lateralen und unteren Seite her gesehen, die Innenlamelle des Squamosums frei, eben weil der sie sonst lateral und unten bedeckende Teil des Quadratums fehlt, welcher also in diesem Falle doch wohl nur knorpelig war, und nicht schon knöchern gewesen sein kann. — Ob das Fehlen der Verknöcherung dieses caudalen Teiles des Quadratums nur das Zeichen eines noch nicht völlig erwachsenen Zustandes oder ein Dauerzustand ist, ob es im letzten Falle bei allen Individuen dieser Art, oder wenigstens sehr vielen, vorkommt, so daß es als ein Artcharakteristikum anzusehen wäre, alles das kann ich nicht entscheiden. Der mir vorliegende Schädel hat eine größte Länge von etwa 17 cm, stammt also immerhin von einem großen Tiere. Dennoch brauchte es noch nicht vollständig erwachsen oder vielmehr ausgewachsen gewesen zu sein. An mehreren großen *Midas*-Schädeln (22 und mehr cm größter Länge) ist auch dieser caudale Teil der Pars parotica der Cartilago quadrata verknöchert. An zweien etwas kleineren *Midas*-Schädeln jedoch (von etwa 15½ cm größter Länge) liegen die Dinge ähnlich wie an dem *Imbricata*-Schädel; auch hier war der caudalste Teil der Cartilago quadrata (und zwar der Pars parotica) offenbar noch nicht verknöchert. Ist dem aber so, dann scheint dies doch darauf hinzudeuten, daß die Verknöcherung des Quadratbeines erst sehr spät zum Abschlusse kommt und daß es sich bei den beschriebenen Erscheinungen an dem *Imbricata*-Schädel tatsächlich wohl auch nur um ein Zeichen noch nicht völligen Ausgewachsenseins handelt, vorausgesetzt natürlich, daß man von *Midas* auf *Imbricata* schließen darf. — Bei *Chelydra* fand Nick (1912, p. 166) noch beim halberwachsenen Tiere diesen hintersten, vom Squamosum umgebenen Teil des Quadratums knorpelig.

Die am caudalen Rande der Pars parotica Quadrati bestehende Incisur für den Stiel der Bicolumella auris ist beim Modellembryo vergleichsweise flach und sehr weit. Später wird sie immer enger, bis sie beim erwachsenen Tiere, wenigstens medial, nahezu ganz zu einem Loche geschlossen ist. Zum vollständigen Abschlusse zu einem Loche kommt es ja nicht; immer noch bleibt caudalwärts eine Öffnung im Ring, welche lateral weiter ist als medial; medial aber beträgt die Weite der Öffnung nicht einmal mehr 1 mm, wenigstens an dem mir vorliegenden Schädel (17 cm größter Länge, aus Tres Marias). Die allmähliche Verengerung der Incisur wird offenbar durch die chondrifugale Ausbreitung der perichondralen Knochenlamellen am caudalen Rande des Quadratbeines bewirkt, und zwar besonders wohl in dem nach oben von der Bicolumella und der Incisur gelegenen Teile des Randes. Hier, unmittelbar über der Incisur, bezw. an deren Dache, sind an dem mir vorliegenden erwachsenen Schädel mehrere, unregelmäßige, zapfen-, spitzen- und leistenförmige Knochenvorsprünge vorhanden, welche zweifellos das Produkt der oben für den reifen Embryo, für den caudalen Rand der Cartilago quadrata, angegebenen chondrifugalen Entfaltung der perichondralen Knochenlamellen sind. Die auf der medialen Seite des Randes gelegenen Fortsätze reichen am meisten herab, und schließen die tiefe Incisur fast zu einem Loche ab, indem sie von der gegenüberliegenden, also unteren Wand der Incisur nur ganz wenig, weniger als 1 mm, entfernt bleiben.

Bei meinen *Midas*-Schädeln finde ich die caudale Öffnung der Incisur vergleichsweise weiter, und es ist darin ein entsprechend primitiveres Merkmal gegeben. Denn die eben für *Imbricata* angegebenen entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge lassen, im Verein mit vergleichend-anatomischen Befunden und Erwägungen, keinen Zweifel darüber, daß je flacher die Grube oder Incisur ist, um so ursprünglicher der Zustand sein muß. — Noch flacher, als bei *Midas*, ist die Incisur bei *Dermochelys*, nach den Angaben van Bemmelen's, welcher das Quadratum der *Dermochelys* gestreckter findet als dasjenige der *Chelone* und so dem „ungefurchten Kieferstiel der squamaten Reptilien“, welches ein primitiver Zustand ist, ähnlicher (1896, p. 283). Ich halte das ebenfalls für ein entsprechend primitives Merkmal und komme weiter unten noch darauf zurück.

Der Processus pterygopalatinus geht (Fig. 1, Taf. 1) an der medialvorderen Kante der Pars quadrata, etwa an der Grenze der Pars articularis und parotica, mit breiter Wurzel, entspringend, ab, ist zunächst, allmählich rundlich werdend, schräg medial- und oralwärts und dann, in fast rein sagittaler Richtung, oralwärts gerichtet. Er hat also einen caudalen und einen oralen Schenkel, welche zusammen einen lateralwärts offenen, stumpfen Winkel bilden. Nach vorn reicht die Spange etwa bis in die Ebene der Mitte der Fenestra optica, ist also im wesentlichen nur der hinteren Orbitalregion zugeteilt, und liegt mit ihrem vorderen Abschnitte der Oberfläche des Pterygoids, mit ihrem caudalen Teile diesem Knochen von der lateralen Seite her an, und zwar in einer Rinne des Knochens. Das Palatinum oder gar die Ebene des vorderen Endes des Pterygoids, welches weiter oral liegt als das caudale Ende des Palatinums (s. Fig. 3, Taf. 3), erreicht die Spange nicht; sie ist also, trotz ihrer Vollständigkeit, welche sich namentlich in der Anwesenheit eines deutlich entwickelten Processus epipterygoideus oder ascendens ausprägt, verhältnismäßig kurz. Das vordere Ende der Spange ist nicht lateralwärts abgebogen, wie es sich z. B. bei *Hatteria* findet (vergl. z. B. die Fig. 1 auf p. 9 meiner Arbeit 1909, Archiv f. Anatomie, Suppl.) und von Kunkel (1912 b, p. 741) auch für *Emys* angegeben wird, welch letzteres ich bestätigen kann. Auch bei *Chelydra* ist, nach Nick (p. 166), die laterale Abbiegung des vorderen Teiles der Spange vorhanden; die Spange erreicht hier sogar das Jugale, auf welches sie sich legt.

Der Processus epipterygoideus (ascendens) entspringt, etwas nach vorn von der Mitte der Pterygopalatinspange, auf deren Oberseite, ist nahezu senkrecht gestellt, wenig hoch, an der Wurzel namentlich in sagittaler Richtung ausgedehnt und breiter als am oberen Rande. Auf dem Stadium des Modelles verbindet sich mit der Spitze oder dem oberen Rande des Fortsatzes das unterste Ende des Processus descendens Ossis parietalis, während sich das Pterygoid, mit einer aufsteigenden Lamelle, bereits ein wenig auf der medialen Seite des Fortsatzes nach oben zu vorgeschoben hat. Da das letztere aber immerhin doch erst in geringem Maße geschehen ist, so ist auf dem Stadium des Modelles immer noch der größte Teil der medialen Seite des Fortsatzes von Deckknochen unbedeckt, genau so wie die ganze laterale Seite (Textfig. 9, p. 98). Daher schaut auf dieser Stufe die mediale Seite noch größtenteils frei medialwärts, d. h. gegen das Cavum epiptericum hin, und hilft also unmittelbar dessen laterale Begrenzung bilden, welche im übrigen vom Processus descendens parietalis und Processus ascendens pterygoidei hergestellt wird. Später ist das anders. Beim reifen Embryo schon hat sich die aufsteigende Lamelle des Pterygoids so weit nach oben vorgeschoben, daß sie fast bis zum oberen Rande des Processus epipterygoideus hinaufreicht und so die mediale Seite des Fortsatzes fast ganz zudeckt. Die Rinne, welche der laterale Rand des Pterygoids für den caudalen Abschnitt der Pterygopalatinspange bildet, ist dadurch ausgeprägter geworden und nimmt nun vorn auch den Processus epipterygoideus in ihr Bereich auf. Auch hat die Pterygoidlamelle, um die Mitte der Vorderseite des Processus herum, schon etwas auf dessen laterale Seite übergegriffen und in deren vorderstem Bereiche bereits eine Lamellenbildung begonnen. Ferner hat sich, im Bereiche des vordersten Abschnittes des Fortsatzes, noch der Processus descendens des Parietale weiter abwärts ausgedehnt, und zwar medial von der aufsteigenden Lamelle des Pterygoids. Durch diese Vorgänge ist bereits beim reifen Fetus der Processus epipterygoideus schon fast in ganzer Höhe von der unmittelbaren Begrenzung des Cavum epiptericum ausgeschlossen worden, indem dessen laterale Begrenzung fast ausschließlich der aufsteigenden Lamelle des Pterygoids und dem Processus descendens des Parietale zufällt, der Processus epipterygoideus aber nur eine Knorpelspange innerhalb der lateralen Wand, und zwar auf deren lateralen, dem Cavum abgewendeten Seite, darstellt und nur noch mit einem kleinen Teile seines medialoberen Randes, oberhalb des oberen Randes der Pterygoidlamelle, unmittelbar gegen das Cavum hinschaut. Das Cavum epiptericum wird daher beim reifen Fetus begrenzt: medial von der primären Wand des Chondroneurocraniums und der Trabecula, unten (an der Basis) vom Pterygoid, lateral von der Lamina ascendens pterygoidei und dem Processus descendens parietalis, unter Beihilfe eines nur noch kleinen Streifens des medialoberen Randes des Processus epipterygoideus Palatoquadrati.

Gaupp hat (1891) als Erster festgestellt, daß die „Columella" der kionokranen Saurier genetisch ein Abkömmling des Palatoquadratums und dem Processus ascendens des Palatoquadratums der Amphibien gleichzusetzen sei. Filatoff hat (1906) den Processus epipterygoideus (ascendens) bei *Emys* beschrieben und seine Homologie mit der „Columella" der kionokranen Saurier dargelegt. Ich selbst habe (1907, Verhandl. der anatom. Gesellsch., in Fig. 4, p. 20) ein Wachsplattenmodell der Ohrkapselgegend der *Emys* abgebildet, in welchem auch das ganze Palatoquadratum, mitsamt dem Processus pterygopalatinus und Processus epipterygoideus, zu sehen ist (s. oben Textfig. 8, p. 87). Kunkel hat (1911 und 1912 b) den Processus epipterygoideus, wie das gesamte Palatoquadratum der *Emys* genau beschrieben und abgebildet. Nick hat (1912, p. 166 und 167) das gleiche für *Chelone midas*, *Chelydra serpentina* und *Dermochelys* getan. Danach liegen bei den beiden ersten Formen die Dinge im wesentlichen so, wie oben von mir für *Imbricata* angegeben, abgesehen davon, daß bei *Chelydra*, wie schon erwähnt, das vorderste Ende des Palatoquadratums stark lateralwärts abbiegt und bis zum Jugale hinzieht. Bei *Dermochelys* aber ist, bei im übrigen gleichen oder sehr ähnlichen Verhalten des Palatoquadratums wie bei *Chelone*, der Processus epipterygoideus ganz rudimentär und an seiner Stelle nur ein ganz kurzer, wie es scheint auch nicht verknöchernder Fortsatz vorhanden (vergl. Fig. Q auf p. 167 der Nick'schen Arbeit).

Über die Verknöcherung des Processus pterygopalatinus palatoquadrati sei folgendes gesagt. Ich habe oben bereits angegeben, daß sich die Verknöcherung der Pars quadrata auf die Wurzel des Processus pterygopalatinus fortsetzt. Das Ergebnis dieses Vorganges kann man am erwachsenen Schädel leicht erkennen, indem hier das Quadratbein an dem medial vorderen Rande, an der Grenze zwischen Pars articularis und Pars parotica, einen kleinen, in einer tiefen Rinne des Pterygoids gelegenen, mit seinem unteren Rande direkt in den, eine scharfe Leiste bildenden, vorderen medialen Rand der Pars articularis übergehenden Fortsatz hat. Die nächste Strecke, also der größte Teil des caudalen Schenkels des Fortsatzes, bis zur Basis des Processus epipterygoideus, verknöchert nicht, bleibt aber offenbar dauernd als Knorpel erhalten; welches ich daraus erschließe, daß der mir vorliegende erwachsene Schädel an der Vorderfläche des soeben genannten knöchernen Fortsatzes des Quadratbeines eine rauhe Stelle hat, wie man sie sonst an der Berührungs- oder Verbindungsstelle knorpelig gebliebener und verknöcherter Teile eines primordialen Skelettstückes zu sehen gewöhnt ist.

Der Processus epipterygoideus (s. ascendens) der Pterygopalatinspange des Palatoquadratums bildet bekanntlich die Grundlage des knöchernen Epipterygoids, des Homologons der sogenannten Columella der Rhynchocephalen und Saurier. Baur hat (1886, Zoolog. Anz., Bd. 9, p. 736—738) die Geschichte dieses Knochens zusammengestellt; ich verweise auf diese Angaben, um so mehr, da mir nur einige der dort angegebenn Arbeiten zugänglich gewesen sind. Nach Baur's Darstellung kommt das Verdienst, den sicheren Nachweis geführt zu haben, daß die Testudinata eine wirkliche Columella besitzen, Cope zu (1871); am ausführlichsten gehandelt über das Knochenstück hat Monks (1878), welcher dasselbe bei einer großen Anzahl Schildkröten nachwies und es nach dem Vorgange Cope's als Columella betrachtet. — Baur selbst hat den Knochen bei den meisten der Testudinata Nordamerikas, namentlich *Chelonia*, *Trionyx*, *Chelydra*, als isoliertes Element gefunden, genau so, wie er von Monks abgebildet worden ist. Wichtig ist folgende Bemerkung Baur's (a. a. O.): „Doch nicht alle Testudinata besitzen eine isolierte Columella. Sie kann entweder ganz rudimentär werden, z. B. alte Exemplare von *Chelonia* (in diesem Falle berührt der absteigende Fortsatz des Parietale das Pterygoideum, und vertritt nun physiologisch die Columella), oder sie kann mit den anliegenden Knochen verwachsen. (Ich habe ältere Schädel gesehen, bei welchen eine isolierte Columella nicht zu unterscheiden war.)" — Siebenrock sagt (1897, p. 75): „Das Epipterygoideum (Columella) besitzen nachweisbar alle Schildkröten außer den Pleurodira. Es besteht bei jungen Individuen als ein selbständiger Knochen, der erst später mit dem Pterygoideum verschmilzt. Bei mehreren Schildkröten bildet das Epipterygoideum einen integrierenden Teil der seitlichen Schädelwand." — Daß, außer den Pleurodiren, alle Schildkröten ein Epipterygoid besäßen, ist nicht richtig: nach Nick (1912, p. 167) fehlt es sicher der *Dermochelys*; wie denn auch schon in den Em-

bryonen dieses Tieres der knorpelige Processus epipterygoideus sehr gering entfaltet und entwickelt ist; eine Erscheinung, welche zweifellos das Ergebnis einer Reduktion, also sekundärer Natur ist. Nick erblickt daher in derselben sogar einen Grund der Annahme, daß der Processus descendens ossis parietalis in *Dermochelys* nicht primär fehle, sondern ebenfalls sekundär verloren gegangen sei; eine Argumentation, deren Bedeutung ich voll und ganz anerkenne, wenn ich sie auch noch nicht für ganz zwingend halten kann. — Ich selbst kann für *Chelone* über das Epipterygoid (Columella) folgendes angeben. An mehreren, mir vorliegenden *Midas*-Schädeln (von etwa 16—23 cm größter Länge) finde ich den Knochen, mit Ausnahme der einen, nämlich rechten Seite des größten Exemplares, deutlich erkennbar entwickelt und durch Naht vom Parietale und Pterygoid getrennt. An dem größten Schädel ist derselbe auf der angegebenen Seite gar nicht festzustellen — ich vermute, daß er auch wirklich fehlt —, auf der anderen ist er sehr klein, wie ein kleines selbständiges Knochenblättchen auf der lateralen Seite des caudalen Teiles der aufsteigenden Pterygoidlamelle. Auf alle Fälle ist hier, also an dem größten Schädel, das Knöchelchen am kleinsten von allen mir vorliegenden Stücken. — Gut entwickelt ist das Epipterygoid an dem kleinsten Schädel (von 16—17 cm größter Länge): hier ist deutlich zu erkennen, daß das knöcherne Epipterygoid nicht nur aus dem Processus epipterygoideus hervorgegangen ist, sondern auch aus den ansteigenden Teilen des vorderen und hinteren Schenkels der Pterygopalatinspange. Genau so ist es bei dem dritten, etwa 22 cm langen Schädel: hier ist das knöcherne Epipterygoid auffallend groß und reicht rückwärts fast bis an den aus der Basis des Processus pterygopalatinus hervorgegangenen Knochenfortsatz des Quadratbeines heran: die Entfernung zwischen beiden beträgt knapp 3 mm. Auch ist der Knochen in diesem Falle auffallend hoch: etwa 2½ cm hoch, während an dem größten Schädel, an welchem er offenbar nur der Basis des knorpeligen Processus epipterygoideus entspricht, nur wenig mehr als ½ cm hoch ist. Aus diesen Befunden geht hervor, daß das Epipterygoid bei *Chelone midas* in der Größe außerordentlich variieren kann, und offenbar auch die Verknöcherung bei den einzelnen Individuen in verschiedener Weise, und vor allem in verschiedener Ausdehnung erfolgt, indem sie sich bei zweien meiner Exemplare nicht nur auf den Processus epipterygoideus beschränkt hat. Auch wäre daran zu denken, daß der Knochen, wie Baur (a. a. O.) meint, in alten Tieren rudimentär wird. — In allen meinen Fällen aber liegt der Knochen ganz auf der lateralen Seite der durch den Ramus descendens parietalis und Ramus ascendens pterygoidei gebildeten Knochenbrücke, und zwar mit dem aufsteigenden, dem knorpeligen Processus epipterygoideus (ascendens) entsprechenden Teile im Bereiche des caudalen Randes der Brücke. Immer finde ich Parietale und Pterygoid, in großer Ausdehnung und medial vom Epipterygoid, miteinander verbunden (s. Baur's oben angeführte Bemerkung), auch beim kleinsten mir vorliegenden Schädel (16—17 cm größter Länge), so daß das Epipterygoid vollständig von der Begrenzung des Cavum epiptericum (Pars secundaria cavi cranii) ausgeschlossen ist. Dieses ist, wie die oben mitgeteilte Entwicklung lehrt, ein genetisch sekundärer Zustand.

An dem einzigen mir vorliegenden erwachsenen *Imbricata*-Schädel ist von einem knöchernen Epipterygoid nichts zu sehen. Die Dinge liegen so: Das Quadratbein entsendet nach vorn und medial den oben beschriebenen Fortsatz mit der rauhen Fläche, welche gegen eine tiefe Rinne an der lateralen Seite des Pterygoids gerichtet ist. Die tiefe Rinne barg im lebenden Tiere offenbar einen, bei der Maceration verloren gegangenen Knorpel, der also dem caudalen Schenkel der Pterygopalatinspange entsprochen hat. Die Rinne führt nun, leicht aufsteigend, also in typischer Weise, vorwärts gegen den durch das Parietale und Pterygoid gebildeten Knochenpfeiler, welchen sie, nach einem Verlaufe von 1 cm, erreicht. Hier an dem Knochenpfeiler sieht man nun, nahe dem caudalen Rande, die äußere, vom Parietale gebildete Lamelle des Pfeilers einen, die Fortsetzung der Rinne bildenden Kanal von außen überwölben. Der Kanal entspricht der Stelle des knorpeligen Processus epipterygoideus. Mehr ist nicht zu sehen. Parietale und Pterygoid stoßen in einer Naht zusammen, und das Parietale ragt weiter herab als in *Midas*. Offenbar muß der dem Processus epipterygoideus entsprechende Teil in dem Kanal gesucht werden; ob als Knöchelchen, oder als Knorpel, kann ich nicht sagen; möglich

auch, daß er ganz oder fast ganz zurückgebildet ist. Auch von dem vorderen Schenkel der Pterygopalatinspange ist, im Gegensatze zu *Midas*, keine Spur zu sehen, weder knöcherne Reste, noch Spuren knorpeliger Reste, wie solche man in *Midas* ohne jegliche Mühe findet. Offenbar stellt also *Imbricata* eine Form dar, welche spezialisierter ist als *Midas*. Denn es kann wohl kein Zweifel sein, daß der Besitz von Epipterygoiden (Columellae) auch für die Schildkröten ein ursprüngliches, von den Vorfahren ererbtes Merkmal ist. Auch in den Theromoren ist es beobachtet. Die Tendenz geht in den Schildkröten doch offenbar dahin, auf Reduktion des Epipterygoids, der Columella, hinzuzielen, und darin hat es *Imbricata*, wenigstens nach meinem Materiale, sicher weiter gebracht als *Midas*. Noch spezialisierter als *Imbricata* ist, in diesem Punkte nach dem oben Gesagten, *Dermochelys*.

Am Schlusse dieses Abschnittes noch kurz folgende Bemerkung: Stannius hat 1846, in seinem Lehrbuche der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere (p. 161), die Columellae als „nur den meisten Sauriern eigentümlich“ bezeichnet; und 1856 hat er, im zweiten Teile seines Handbuches der Zootomie der Wirbeltiere (p. 6 und 7), die Gruppe der Kionocrania (d. h. „Schädel mit Columellae versehen“: κιων = columna) aufgestellt, umfassend alle Sauria, mit Ausnahme der Amphisbaenoidea und Chamaeleonidea; also: die Lacertina, Chalcidea, Scincoidea, Pachyglossa und Ascalobota.

Die Tatsache, daß die Schildkröten, wenigstens sehr viele, Epipterygoide (also Columellae) besitzen, läßt des Stannius Fassung und Ausdehnung des Begriffes „kionokran“ nicht mehr richtig erscheinen: der Besitz von Epipterygoiden ist kein spezifisches Sauriermerkmal; wenn es auch innerhalb der Saurier manche Gruppen vor anderen auszeichnet, so doch nicht die betreffenden Saurier gegen alle anderen Reptilien schlechthin. Ja, die zu große Enge der ursprünglichen Ausdehnung des Begriffes tritt noch mehr hervor, wenn man sich vergegenwärtigt, daß auch die Mammalia höchstwahrscheinlich Epipterygoide besitzen, im aufsteigenden Teile der Ala temporalis, also ebenfalls „kionokran“ sind. Von den Rhynchocephalen, welche Stannius noch nicht anführt, ganz abgesehen.

So verändern sich naturwissenschaftliche Begriffe mit dem Fortschritte des Erkennens und Wissens, mit einem Worte: der Wissenschaft. Und diese Veränderungen der Begriffe und der ihnen zugrunde liegenden, aus der Erfahrung gewonnenen Anschauungen sind das lebhafteste und sicherste Zeichen des stattgefundenen Fortschrittes des Naturerkennens. Kein Stillstand oder Tod, sondern Fortschritt, d. h. Veränderung, und Leben!

Vergleichend-anatomische Bemerkungen. 1. Die Zusammensetzung des Palatoquadratums im allgemeinen. Aus der oben gegebenen speziellen Beschreibung, sowie aus den Darstellungen Kunkel's (1911 und 1912 b) und Nick's (1912) geht hervor, daß das Palatoquadratum der Schildkröten vergleichsweise sehr vollständig ist, indem es, neben der Pars quadrata, eine wohlentwickelte Pars pterygopalatina, mit einem typischen Processus epipterygoideus (ascendens), besitzt. Damit erinnert dasselbe durchaus an die doch noch sehr primitiven Verhältnisse der Rhynchocephalen (*Hatteria*, vergl. Schauinsland's [1900] und auch meine früheren [1909, Arch. f. Anatomie, Suppl.] Angaben) und unterscheidet sich von diesen nicht wesentlich, nur dem Grade nach, dadurch, daß im allgemeinen die Pars pterygopalatina nicht sehr lang ist. Aber die bei *Emys* von Kunkel und bei *Chelydra* von Nick beobachtete (für *Emys* von mir oben bestätigte) lateralwärts gerichtete Abbiegung des vordersten Teiles der Spange erinnert unmittelbar an *Hatteria*. *Hatteria* erweist sich nun in den Verhältnissen seines Palatoquadratums auf sehr tiefer Stufe stehend, wie die Vergleichung mit den sehr primitiven Verhältnissen der Anuren lehrt, indem bei ihr die Pterygopalatinspange und der Processus maxillaris posterior der Nasenkapsel nahezu noch zusammenkommen und einen geschlossenen einheitlichen Knorpelbogen bilden. Und so dürfen wir sagen, daß auch die Schildkröten, in dem Aufbau ihres Palatoquadratums, noch eine recht tiefe Stufe aufweisen, welche allerdings im allgemeinen bereits etwas höher steht als diejenige der *Hatteria*; was hauptsächlich durch die starke Reduktion des Processus maxillaris posterior der Nasenkapsel *(Dermochelys)* oder das gänzliche Fehlen desselben (die übrigen Schildkröten, soweit bis jetzt bekannt) augenfällig wird.

2. Incisura et Canalis bicolumellae auris. Nick scheint nicht abgeneigt zu sein (vergl. p. 196 seiner Arbeit), anzunehmen, daß *Dermochelys* und *Chelone* erst sekundär dazu gekommen seien, an ihrem Quadratum nur eine Furche oder Incisur, und nicht einen geschlossenen Kanal für die Bicolumella auris zu besitzen; d. h. daß die Incisur bei diesen Formen, durch Reduktion, aus einem früher vorhanden gewesenen geschlossenen Kanale hervorgegangen sei. Nick behauptet dieses zwar nicht bestimmt; doch neigt er zweifellos, wie aus seinen Worten hervorgeht, dieser Annahme zu. Zur Begründung dessen weist Nick darauf hin, daß die große Menge der Land- und Süßwasserschildkröten einen geschlossenen Columellakanal besitzen. Auch deute die ganze Form des Quadratums auf die sekundäre Öffnung eines vorhanden gewesenen geschlossenen Kanales hin, denn der Knochen könne mit seiner tiefen Aushöhlung nicht gut primitiv oder direkt von einem primitiven Quadratum, wie es etwa die Lacertilier besäßen, ableitbar sein. Dazu komme noch, daß eine Rückbildung eines eigentlichen Trommelfells vorläge, wodurch vielleicht der hintere Abschluß des im Quadratum liegenden Teiles der Paukenhöhle wertlos geworden und sekundär unterblieben sei. Nach meiner Ansicht wird diese Auffassung Nick's durch die Entwicklungsgeschichte widerlegt. Baur hat schon (1896, Anat. Anz., Bd. 12, p. 564) gegen van Bemmelen (1895) bemerkt: „daß alle Formen mit durchbohrtem Quadratum von Formen mit offenem Quadratum abstammen, unterliegt keinem Zweifel.“ Nach Baur ist das Quadratum „hinten offen“ bei den Amphichelydia, Dermatemydidae, Staurotypidae, Kinosternidae, bei *Adelochelys*; ferner bei den Toxochelyidae aus der Kreide, bei den Platysternidae und Emydidae; dagegen „hinten geschlossen“ bei den Chelydridae, Testudinidae und allen Tryonichia; von den Pleurodiren bei den Pelomedusoidea (Pelomedusidae und Podocnemidae); geschlossen oder offen bei den Chelyoidea, z. B. offen bei *Chelodina*, *Rhinemys* und *Emydura*. Nick selbst hat bei *Chelydra* embryonal ein hinten offenes Quadratum konstatiert. Bei *Podocnemis*, bei welcher im erwachsenen Zustande das Quadratum hinten geschlossen, also ein Columellakanal vorhanden ist, finde ich den Quadratknorpel in meinen Embryonalserien ebenfalls „hinten offen“. Und für *Chelone imbricata* habe ich oben schon angegeben, daß die Incisur am hinteren unteren Rande ursprünglich, noch auf der Stufe des Modellembryos, flach und weit ist und dann allmählich, im Verlaufe der Weiterentwicklung, eingeengt wird, und zwar außerordentlich stark, nahezu bis zum Abschlusse eines geschlossenen Loches oder Kanales für die Bicolumella auris. Aus diesen Beobachtungen folgt doch, daß das Vorhandensein des geschlossenen Kanales der sekundäre Zustand ist, und daß im besonderen bei *Chelone* die Entwicklung nicht in der Richtung zur Ausbildung einer sekundär offenen Incisur abläuft, sondern umgekehrt, in der Richtung von einer weiten Incisur gegen einen abgeschlossenen Kanal hin, ohne daß der letztere allerdings ganz erreicht würde. Und so dürfte es auch bei *Dermochelys* sein. *Dermochelys* und *Chelone* haben somit in ihrem hinten offenen Quadratum einen alten, ursprünglichen Zustand bewahrt; der Hinweis auf die große Masse der heute lebenden und bis jetzt bekannten Land- und Süßwasserschildkröten mit ihrem häufig geschlossenen Quadratum kann diese, aus der Entwicklungsgeschichte sich unmittelbar ergebende Schlußfolgerung nicht umstoßen. Und zwar ist der Zustand um so primitiver, je flacher die Grube ist; also in der Reihe der genannten Seeschildkröten: *Dermochelys*, *Chelone midas*, *Ch. imbricata.* — Auch kann ich Nick's Ansicht nicht teilen, daß das Quadratum der *Dermochelys* und *Chelone*, mit seiner tiefen Aushöhlung, nicht direkt von einem primitiven Quadratum abzuleiten sei, etwa demjenigen der Lacertilier. Lassen wir die Lacertilier zunächst einmal beiseite; aber warum das Quadratum der *Dermochelys* und *Chelone* nicht direkt von einer primitiveren Form des Quadratbeines ableitbar sein soll, vermag ich nicht einzusehen. Ich denke zunächst einmal an *Hatteria*, deren embryonales Quadratum ich wiederholt modelliert und abgebildet habe (z. B. 1909, Arch. f. Anat., Suppl., p. 114 und 115; oder 1911, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. XIV, p. 394): ich wüßte nicht, welche besonderen Schwierigkeiten es haben sollte, sich eine Form des Quadratums, wie sie *Chelone* und *Dermochelys* besitzen, aus einer Form, wie sie bei *Hatteria* vorliegt, entstanden zu denken; es bedürfte dazu doch nur gewisser Wachstumsvorgänge am caudalunteren Rande des Quadratums oberhalb und unterhalb des Stieles der Bicolumella auris. Aber selbst

unter den Lacertiliern gibt es Arten mit einer Form des Quadratbeines, welche sogar direkt und mehr als dasjenige der *Hatteria* an die undurchbohrte Form des Schildkrötenquadratbeines erinnert: z. B. *Dracaena guianensis*; nicht nur die tiefe Grube in der Pars parotica erinnert an die *Chelone*-Form des Quadratums, sondern auch die am hinteren Rande des Knochens vorhandene tiefe, namentlich von oben und hinten her überdachte Incisur für die Bicolumella auris. Von einer solchen Form des Quadratbeines bis zu derjenigen der *Chelone midas* beispielsweise ist doch nur noch ein Schritt. — Ich sehe also in den Quadratbeinformen der *Dermochelys* und *Chelone*, insbesondere in dem Fehlen eines geschlossenen Columellakanales, ursprüngliche und entsprechend primitive Stufen in der Entwicklung des Schildkrötenquadratums.

3. Das Verhältnis des Quadratums der Schildkröten zur Ohrkapsel und den benachbarten Deckknochen. Die Art der Monimostylie des Schildkrötenschädels. Versluys hat kürzlich (1912) die bisherige Literatur über das Problem der Streptostylie und Monimostylie zusammengestellt. Es sind, neben Versluys selbst, vor allem Kingsley (1900), Fürbringer (1900), Gaupp (1902), Gadow (1902), Fuchs (1909) zu nennen als diejenigen, welche sich, in neuerer Zeit, über dieses Problem ausgesprochen haben.

Hier soll jetzt nicht auf das ganze Problem eingegangen werden, sondern nur auf einen besonderen Fall desselben, auf das Spezialproblem der Monimostylie der Schildkröten.

Wie schon früher Kingsley (1900, p. 249), so haben später Gaupp (1905/06, p. 703) und ich (1909, Anat. Anz., Bd. 35, p. 154—155) hervorgehoben, daß zwei Arten der Monimostylie streng voneinander zu unterscheiden sind: ich nannte die eine die primordiale, die andere die sympektische Form der Monimostylie. Die primordiale entsteht durch unmittelbare Verschmelzung und Verwachsung des (knorpeligen) Quadratums mit dem primordialen Neuralschädel; die sympektische durch Einkeilung des Quadratbeines zwischen den benachbarten Deckknochen.

Bestehen beide Formen zu gleicher Zeit nebeneinander, so kann man, wie ich sagte, von einem doppelt-monimostylen Schädel sprechen.

Nach dem, was ich oben über *Chelone* ausführte und gesagt habe, wäre der Schädel dieses Tieres sympektisch monimostyl; und nur dieses; nicht etwa daneben auch noch primordial monimostyl, also doppelt-monimostyl, oder gar allein primordial monimostyl. Was für *Chelone* gilt, gilt m. E. für alle Schildkröten.

Allein: wesentlich anders, wenigstens dem Sinne nach, als ich es für *Chelone* getan, stellt Bender (1912) die Sache für *Testudo graeca* dar: hier wäre es gerade die primordiale Form der Monimostylie, welche das morphologische Bild beherrschte.

Ich führe einige der wichtigsten Stellen aus Bender's Arbeit hier an. In der zusammenfassenden Besprechung des Vorknorpelzustandes des Visceralskelettes sagt der Autor (p. 42): „Schon jetzt beginnt das Quadrat mit der Ohrkapsel zu verschmelzen", und knüpft daran die Bemerkung: „der bis dahin streptostyle Zustand wandelt sich also frühzeitig in den monimostylen um". — Auf p. 41 wird von „der ebenfalls frühzeitigen Umwandlung des streptostylen Quadrats in den monimostylen Zustand" gesprochen.

Nach diesen Worten also fände eine Verschmelzung des Quadratums mit der Ohrkapsel statt, und zwar begönne dieselbe schon frühzeitig, nämlich auf dem Vorknorpelstadium.

An einer anderen Stelle der Arbeit wird der Beginn der Verschmelzung in eine wesentlich spätere Stufe verlegt, ins Stadium des reifen Knorpels. So heißt es, bei Besprechung dieser Stufe der Entwicklung, auf p. 36: „Der Körper des Quadrats besteht nun aus reifem Knorpelgewebe, welchem an der Medialseite, gegen die Ohrkapsel zu und im Bereich des Columellakanals, dicke Streifen von Ersatzknochen aufgelagert sind; . . . Quadratkörper und Ohrkapsel beginnen miteinander zu verschmelzen."

Zusammenfassend sagt dann Bender p. 55: „Die anfangs streptostyle Anlage des Quadrates geht bald in Monimostylie über; in Übereinstimmung damit verwachsen die beiden Unterkieferhälften sehr frühzeitig miteinander."

Ich habe dazu folgendes zu bemerken:

Zunächst liegt, in den angeführten Sätzen Bender's, ein sachlicher Widerspruch in den Angaben über den zeitlichen Beginn der Verschmelzung des Quadratums und der Ohrkapsel, indem derselbe das eine Mal in die Vorknorpelstufe, das andere Mal in die Stufe des reifen Knorpels verlegt wird.

Was dann die streptostyle oder monimostyle Beschaffenheit des embryonalen Quadratums betrifft, so ist es unzulässig, auf den frühembryonalen Stufen von einer streptostylen Beschaffenheit der Anlage des Schildkrötenquadratums zu sprechen. Zum Begriffe „Streptostylie" gehört, seit Stannius denselben eingeführt hat, die gelenkartig bewegliche Verbindung des Quadratbeines am Schädel, am Primordialschädel oder auch am Squamosum[1]. Das war für Stannius sogar eine seiner Hauptgrundlagen zur Schaffung dieses Begriffes. Und daran sollte unter allen Umständen festgehalten werden, um Irrtümer und Mißverständnisse zu vermeiden. Ich habe dies schon früher getan, und neuerdings (1912, p. 690—694 und 698) hält es auch Versluys so. Von einer gelenkartig beweglichen Verbindung des Quadratums der Schildkrötenembryonen mit der Ohrkapsel oder dem Squamosum ist bis jetzt aber nichts bekannt geworden; sie existiert auch nicht; auch Bender erwähnt nichts von einer solchen bei seinen *Testudo*-Embryonen und seine Abbildungen lassen dieselbe vermissen. Also ist auch das embryonale Quadratum nicht „streptostyl", auf keiner Stufe der Entwicklung, und von einer Beschaffenheit seiner Anlage nach streptostylem Modus kann und darf nicht gesprochen werden. Man kann und darf nur sagen, daß es sich um ein Verhältnis handelt, welches einem kinetischen Zustande des Primordialschädels entsprechen würde.

Bezüglich der Monimostylie endlich würde, wenn Bender's Darstellung und Meinung richtig sind, *Testudo* unter allen Schildkröten, ja unter allen Amnioten, eine einzig dastehende Ausnahme, machen: bei keinem anderen monimostylen Amnioten wird die Monimostylie dadurch bedingt, daß das knorpelige Quadratum mit der Ohrkapsel verschmilzt, es besteht nirgends sonstwo in der Reihe der lebenden Amnioten (und bestand auch wohl nirgends unter den fossilen Formen dieser Gruppe) die primordiale Form der Monimostylie. Wo bei Amnioten Monimostylie besteht, ist es die sympektische, durch Einkeilung des knöchernen Quadratbeines zwischen den benachbarten Deckknochen bedingte Form derselben. Diese letztere Form aber meint doch Bender, in den angeführten Sätzen, ganz gewiß nicht, und kann sie gar nicht meinen, wenn er die anfangs „streptostyle" Anlage des Quadratums dadurch in den monimostylen Zustand übergehen läßt, daß das Quadratum mit der Ohrkapsel verschmilzt. Es kann also nur die primordiale Form der Monimostylie gemeint sein; Bender's von mir angeführte Worte, namentlich diejenigen über das reife Knorpelstadium, lassen gar keinen Zweifel daran aufkommen. Nun ist aber von keiner anderen Schildkröte die primordiale Form der Monimostylie bekannt geworden; nirgends ist das knorpelige Quadratum mit der Ohrkapsel verschmolzen. Weder Kunkel (an *Emys*), noch Nick (an *Dermochelys*, *Chelone midas* und *Chelydra serpentina*), noch ich (an *Chelone imbricata*, *Emys*, *Podocnemis*) haben irgend etwas von einer solchen Verschmelzung gesehen. Kunkel verneint eine solche ausdrücklich (1912 b, p. 740), ebenso wie ich oben. Nur durch Nahtverbindung tritt das knöcherne Quadratbein mit der Ohrkapsel in nähere Beziehung, nicht durch Verschmelzung. Es besteht nur sympektische Monimostylie, nicht auch primordiale.

Nach alle dem ist es wohl nicht unbescheiden, wenn ich Bender's Darstellung und Deutung der in Rede stehenden Verhältnisse bei *Testudo* sehr skeptisch gegenüberstehe.

Daß die Monimostylie der Schildkröten nur bedingt wird durch Einkeilung des Quadratbeines zwischen den Deckknochen, kann man an *Chelone*-Schädeln mittlerer Größe sehr schön und leicht erkennen; am deut-

[1] Bei den Lacertiliern besteht ein eigentliches Gelenk nur zwischen dem dem Processus paroticus fest angeschmiegten Intercalare (von der Hyoidbogenspange) und dem Quadratum, nicht aber zwischen Quadratbein und Squamosum. Bei den Vögeln dagegen ein Gelenk zwischen Quadratum und Squamosum (siehe darüber das Nähere bei Versluys, 1912. p. 568—572, 631; an der zuletzt genannten Stelle wird auch darauf hingewiesen, daß wahrscheinlich auch bei manchen Dinosauriern ein solches Gelenk wie bei Vögeln bestanden haben dürfte).

lichsten auf folgende Weise: entfernt man an einem solchen Schädel, wie es an einem mir vorliegenden, etwa 15½ cm langen *Midas*-Schädel auf der einen Seite geschehen ist, das Squamosum, so lassen sich mit dem nunmehr etwas freier gewordenen Quadratbeine Wackelbewegungen ausführen, und zwar in relativ recht ausgiebigem Maße.

4. Selbständig verknöchernde Epiphysen. Ich benütze hier die Gelegenheit, ein Wort über das Auftreten selbständig verknöchernder Epiphysen bei der Verknöcherung des Primordialskelettes zu sagen. Ich tue dies deswegen hier, weil ich bei manchen Sauriern, z. B. *Dracaena guianensis*, eine wohlausgebildete, selbständig, d. h. unabhängig von der großen Masse des Knochens, verknöcherte Epiphyse gerade am Quadratbeine, und zwar an dem dorsocaudalen Rande desselben, finde. Ich hätte diese Zeilen aber auch an anderer Stelle einfügen können, da ich auch sonst am Schädel der *Dracaena* solche knöchernen Epiphysen finde: z. B. am freien unteren Rande des Processus basipterygoideus, oder des Tuberculum sphenoccipitale. Beim letzten ist folgendes interessant: dieses Tuberculum wird bekanntlich gebildet vom Basipostsphenoid und Exoccipitale. Auf der einen Seite des mir vorliegenden Schädels haben diese durch Naht miteinander verbundenen Knochen am freien unteren, lateralwärts gerichteten Rande nun eine einzige, gemeinsame verknöcherte Epiphyse vorgelagert, auf der anderen Seite aber zwei, und zwar so, daß die eine nur dem Sphenoidanteile des Tuberculums angehört, die andere aber beiden Anteilen des Tuberculums, also dem Sphenoidanteile und dem Occipitalanteile. Gewisse Zeichen deuten darauf hin, daß dies das Ursprüngliche sei, und daß die einheitliche Epiphyse der anderen Seite aus einer Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter, nebeneinandergelegener Epiphysen hervorgegangen sei.

Es kann kein Zweifel darüber sein, daß das Auftreten selbständig verknöchernder Epiphysen phylogenetisch eine morphologisch höhere Stufe der Organisation bedeutet. Dies geht schon daraus hervor, daß bei den Mammalia monotremata die selbständige Epiphysenverknöcherung an den Wirbelkörpern, welche bei allen Mammalia ditremata in so charakteristischer Weise vorhanden ist, noch fehlt.

Bei den vielen Skeletteilen von Schildkröten der verschiedensten Gruppen und Altersstufen, welche mir, seit einigen Jahren, durch die Hände gegangen sind, habe ich, trotz besonderer Aufmerksamkeit auf diesen Punkt, niemals Anzeichen dafür getroffen, daß auch bei den Schildkröten selbständige Epiphysenverknöcherungen vorkommen; vielmehr verknöchern hier die Endstücke von den Mittelstücken aus. — Auch Rabl schreibt (1910, p. 197): „So viele Extremitäten von Schildkröten, jungen und alten, ich auch präpariert habe, so ist mir doch nicht eine einzige untergekommen, die sich durch den Besitz von Epiphysenkernen in den langen Knochen der Extremitäten ausgezeichnet hätte. Es scheint in der Tat, daß bei den Schildkröten die Epiphysen stets von den Diaphysen aus verknöchern." Und Moodie sagt (1908, p. 466): „There are no bony epiphyses on any of the skeletal elements of the *Chelonia*" (ich verweise außerdem auch auf p. 443—446 der Arbeit dieses Autors). Danach darf es also als ausgemacht gelten, daß es selbständig verknöchernde Epiphysen bei den Schildkröten nicht gibt, und die von Rabl, auf Grund von Zitaten (p. 199, Anm. 49), wiedergegebene Angabe Zittel's, daß bei den Schildkröten zuweilen Epiphysenkerne vorkamen, wird von Rabl mit Recht in ihrer Richtigkeit bezweifelt; vielleicht hat es sich, wie Rabl meint, bloß um Verkalkungsherde gehandelt.

Zweifelsohne nehmen die Schildkröten mit dem Fehlen selbständiger Verknöcherung der Epiphysenstücke eine sehr tiefe Stufe ein, und zwar eine primär tiefe Stufe. Das ist auch die Ansicht Rabl's: „Daß aber hierin ein sehr primitiver Charakter zu erblicken ist, liegt auf der Hand" (p. 197, 1910).

Diese tiefe Stellung der Schildkröten tritt um so mehr hervor, als bei anderen Reptilien, namentlich den Sauriern, aber auch, in selteneren Fällen (Albrecht, 1883, Moodie, 1908), schon bei *Hatteria*, selbständig verknöchernde Epiphysen vorkommen, wie aus den Untersuchungen von Albrecht (1883, Presse médicale belge), Dollo (1884), mir (1908, Anatom. Anz., Bd. 32) und Moodie (1908) hervorgeht. Namentlich Dollo hat eine ausführliche Liste zusammengestellt über alle selbständige Epiphysenverknöcherungen, welche er bei Lacertiliern beobachtet hat, und zwar am Achsenskelette (Wirbelsäule, Schädel) wie am Skelette der Extremitäten (Gürtel und freie Extremität).

Es ist nun gewiß von Interesse, daß auch noch den Krokodilen knöcherne Epiphysenkerne vollständig fehlen, welches auch Rabl (1910, p. 219) ausdrücklich hervorhebt. Damit erweisen sich auch diese als altertümliche, in dem fraglichen Punkte tiefstehende Formen: welches aufs erste gewiß überrascht, aber verständlicher wird, wenn wir das Urteil hören, welches Rabl, namentlich auf Grund seiner Untersuchungen über Carpus und Tarsus, fällt und durch Merkmale an anderen Teilen ergänzt; p. 200 und 201 der angeführten Arbeit heißt es nämlich: „Die heute lebenden Krokodile bilden bekanntlich eine ebenso scharf umgrenzte Gruppe wie die Schildkröten. Über ihre Stellung zu den übrigen Reptillen gehen die Ansichten weit auseinander. Die meisten Autoren halten sie für relativ hochstehende Formen. Wenn nun aber auch nicht geleugnet werden kann, daß sie in mancher Hinsicht, vor allem im Bau des Herzens und des Gehirns, einen hohen Grad von Differenzierung aufweisen, so zeigen sie doch andererseits eine solche Fülle primitiver Charaktere, daß die Ansicht, nach der ihnen eine relativ tiefe Stellung anzuweisen sei, nicht von der Hand gewiesen werden kann. Zu diesen primitiven Charakteren rechne ich die Existenz eines doppelten Jochbogens, die Kleinheit der Schläfenlöcher und die leichte Ableitbarkeit des Schädeldaches von einer stegocrotaphen Grundform, die Monimostylie, die ich für eine ursprüngliche, nicht erst sekundär erworbene halte und die die Krokodile mit den Schildkröten und Rhynchocephalen teilen, die zweiköpfigen Rippen mit ihren Processus uncinati, das Parasternum (Gastralia Baur) u. a. Als Beweis für die relativ hohe Stellung der Krokodile ist wiederholt der Bau ihrer Extremitäten angeführt worden. Indessen haben mich meine Untersuchungen überzeugt, daß die Extremitäten keineswegs so sehr von der Grundform der Urodelenextremitäten abweichen, als es auf den ersten Blick zu sein scheint. . . . Es wird sich zeigen, daß auch der Bau und die Entwicklung des Carpus und Tarsus die Ansicht rechtfertigen, daß den Krokodilen eine relativ tiefe Stellung im System der Reptilien, und zwar in der Unterklasse der Diapsiden (Osborn) anzuweisen sei.“ Namentlich ist es auch die Art der Verknöcherung des Carpus und Tarsus, welche einen Beweis liefert für die Ursprünglichkeit der Krokodile (Rabl, 1910, p. 219 u. f.).

Eine sehr schwer, oder noch nicht endgültig zu beantwortende Frage ist diejenige nach den Entstehungsursachen der selbständigen Verknöcherung der Epiphysen.

Nach Roux (Gesammelte Abhdlgen., Bd. 2, p. 227) ist die Entstehung von Knochengrundsubstanz nur dort möglich, wo sich, bei Wirkung reinen Druckes oder des Wechsels von reinem Drucke und Zuge, ein gewisser Schutz vor Abscheerung, d. h. starker Verschiebung der Substanzschichten gegeneinander, vorfindet, indem an solchen Stellen die gegen Druck, Zug und Abscheerung besonders und am meisten empfindlichen Zellen bereits ein gewisses Maß Ruhe, durch Ruhigstellung der Gegend, vorfinden und dadurch nun außerdem in die Lage versetzt sind, sich durch Bildung einer starren Intercellularsubstanz, also Knochengrundsubstanz, völlige Ruhe zu verschaffen. Bei den langen, knorpelig vorgebildeten Skelettstücken, also den knorpeligen Vorläufern z. B. der sogenannten Röhrenknochen, gäbe es nach Roux (p. 228, a. a. O.) zwei Stellen geringster Abscheerung: an der Peripherie des Mittelstückes und mitten im Inneren des Knorpels der Endstücke. Daher begönne am Mittelstücke der länglichen Skeletteile die Knochenbildung als ein peripherer Mantel (eben an der Stelle der geringsten Abscheerung bei Biegung des Skeletteiles), im Endstücke mitten im Inneren des Knorpels (wieder an der Stelle der geringsten Abscheerung). Die intermediären Epiphysen- und Apophysenlinien wären (s. p. 229, a. a. O.) danach die Stellen der stärksten Abscheerung, d. h. diejenigen Stellen, an welchen infolge der Befestigung der Muskeln und ihrer Wirkung an dem Skeletteile die stärksten Verschiebungen paralleler Substanzschichten gegeneinander stattfinden. Die Abscheerung, ihr Ort und Grad, hängen also von der Art der Befestigung und der Wirkungsweise der Muskeln ab. — Nach Roux würde, auf Grund seiner Annahmen, auch verständlich sein, daß die kurzen Knorpeln vom Inneren aus verkalken und ossificieren.

Rabl hat (1910, p. 218—220), auf Grund seiner vergleichend-embryologischen Untersuchungen am Extremitätenskelette, ebenfalls einige hierher gehörige, die Ossification des Skelettes überhaupt betreffende Bemerkungen gemacht.

Rabl geht von der bekannten Tatsache aus, daß alle langen Knochen des Skelettes perichondral zu verknöchern beginnen, und erst sekundär auch endochondraler Verknöcherung teilhaftig werden, die kurzen dagegen nur endochondral ossificieren, und drückt dies, nach Art eines Gesetzes, dahin aus, daß die Form der Skelettstücke die Art ihrer Ossification bestimme. Dies erläutert Rabl an einem außerordentlich lehrreichen Beispiele: Ganz allgemein (Urodelen, Schildkröten, Lacertilier) verknöchern alle Carpal- und Tarsalstücke endochondral, und nur endochondral; bei den Krokodilen aber beginnen zwei der Carpalelemente, und zwar das Intermedioradiale und das Ulnare, ihre Ossification perichondral, um erst sekundär, und zwar viel später, auch endochondrale Verknöcherung daran anzuschließen; sie verhalten sich also wie lange Skelettstücke. Dies ist nach Rabl für die beiden Knochen ein sekundär erworbener Entwicklungsmodus und dadurch bedingt worden, daß sie, für Carpalia, auffallend in die Länge gewachsen sind. Rabl stellt sich die Sache so vor: ein langes Skelettstück braucht, um dem einwirkenden Zug und Druck standhalten zu können, zunächst eine seine Mitte stärkende Knochenhülse, und diese entsteht alsdann perichondral. — Rabl ist auch nicht damit einverstanden, daß, wie es zuweilen geschieht, ganz allgemein und ausschließlich, für alle Knochen, die perichondrale Ossification als die ursprüngliche und phylogenetisch primäre und ältere, die endochondrale als eine immer erst sekundär hinzugekommene Verknöcherungsart angesehen wird: Nur für die langen Skelettstücke wäre nach ihm die perichondrale Ossification die ursprüngliche, und zwar immer, für die kurzen aber sicher die endochondrale. Das Beispiel des Intermedioradiale und Ulnare der Krokodile zeige, daß die perichondrale Verknöcherung phylogenetisch auch sekundär sein könne; denn als frühere kurze Skelettstücke müßten die beiden, bei den Vorfahren der Krokodile, wie alle anderen Carpuselemente, ursprünglich primär endochondral verknöchert sein; und diese ursprüngliche und ursprünglich ausschließlich endochondrale Verknöcherung habe dann, mit dem Längenwachstume der Knochen, sekundär einer Verknöcherung Platz gemacht, welche, wie bei den langen Skelettstücken, perichondral begönne und erst später auch endochondral sich betätige.

Nach den angeführten Ansichten der beiden genannten Forscher, namentlich aber denjenigen von Roux, würde man sich leicht erklären können, warum an den langen Stücken des Knorpelskelettes das Mittelstück seine Ossification perichondral beginnt, die Endstücke aber endochondral: eben auf Grund des Verhaltens der Abscheerung und der dadurch bedingten gegensätzlichen Lokalisation der Zonen relativer Ruhe in Mittelstück und Endstück. Und daraus wiederum würde auch schließlich verständlich, warum es an diesen langen Skelettstücken zur selbständigen Verknöcherung der Epiphysen kommt. Dagegen bleibt, m. E., auf Grund der vorgetragenen Anschauungen, sehr schwer die Frage zu beantworten, warum es, auf phylogenetisch niedriger Stufe, an den langen Skelettstücken nicht zur selbständigen Verknöcherung der Epiphysen kommt, die Epiphysen also nicht selbständig, sondern von der Diaphyse aus verknöchern. Ferner die Frage, warum es bei den Wirbelkörpern der Mammalia monotremata, also kurzen Knochen, nicht zur Bildung selbständiger Epiphysenkerne kommt, während eine solche an den Wirbelkörpern der Mammalia ditremata, also ebenfalls kurzen und jenen sogar homologen Knochen, statthat. Hier kann wohl weder die Länge der Knochen allein ausschlaggebend sein, noch auch der Gegensatz in der Lokalisation der relativen Abscheerungsruhe, wie er von Roux für die langen Skeletteile angegeben wird. Voraussetzung für das letzte wäre allerdings, daß die Wirbelkörper der Mammalia ditremata auch in ihrem mittleren, der Diaphyse entsprechenden Teile ihre Ossification nicht perichondral, sondern endochondral begönnen, wie das ja auch vielfach angegeben (oder wenigstens angenommen, so z. B. für den Menschen in den Lehrbüchern der Anatomie von Gegenbaur, siebente Auflage, Toldt, sechste Auflage, für die Amnioten überhaupt z. B. von Rabl, 1910, p. 220), von Schaffer aber jedenfalls, und zwar mit Recht, nicht als allgemein gültig anerkannt wird (1910, p. 45—52). Ist aber die bisherige Ansicht zutreffend, dann müssen, bei Zugrundelegung der Roux'schen Ansicht, die Stellen der relativen Ruhe und des Schutzes vor den Einflüssen der Abscheerung anders gelagert sein als bei den langen Skelettstücken; dies bringt einen, da wir gesehen haben, daß die Lage der Stellen der stärksten Abscheerung abhängig ist von der

Befestigungs- und dementsprechend Wirkungsweise der Muskeln, auf den Gedanken, daß es Veränderungen in der Anheftungsweise der Muskulatur sein mögen, welche die Ursachen für die in Rede stehenden Veränderungen in der Art und Weise der Verknöcherung abgeben, oder daß solche wenigstens als mitbestimmende Faktoren zu anderen notwendigen, wie etwa Abänderung der Form der Skeletteile, hinzukommen müssen, damit Veränderungen in der Verknöcherungsweise hervorgerufen werden. So führt die vergleichende Betrachtung im Verein mit kausalen Erwägungen dazu, in der vorliegenden Frage besonders auch der Anheftungsweise der Muskulatur die Aufmerksamkeit zuzuwenden. In diesem Sinne hatte ich schon lange Untersuchungen, welche durch das Experiment unterstützt werden sollten, über den in Rede stehenden Gegenstand geplant, bin aber bisher noch nicht dazu gekommen. Für heute muß ich es daher bei dieser Fragestellung bewenden lassen.

Um nun wieder auf die Schildkröten zurückzukommen, so ist bei ihnen das Fehlen selbständiger Verknöcherung der Endstücke der langen Skeletteile sicherlich als ein phylogenetisch sehr primitives Merkmal anzusehen und kennzeichnet diese Tiere als eine sehr altertümliche Gruppe. Ganz ähnlich steht es, in dem in Rede stehenden Punkte, um die Krokodile.

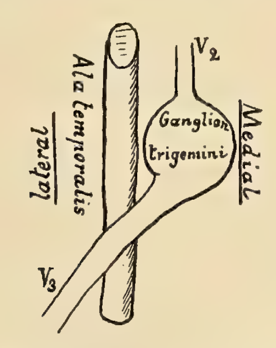
5. Das Epipterygoid (die Columella) der Reptilien und die Ala temporalis der Säugetiere; nebst einigen Bemerkungen über die Homologie zwischen Mammalien- und Nonmammalienpterygoid, sowie über das Verhältnis zwischen Nervenverlauf und Skeletteilen.

a) Epipterygoid und Ala temporalis. Ich habe bereits oben, bei Besprechung des Processus basipterygoideus und des Processus alaris (p. 124), gesagt, daß ich die Homologie zwischen dem aufsteigenden Teile der Ala magna ossis sphenoidei, also der Ala temporalis der Säugetiere, und dem Os epipterygoideum (der Columella) der Reptilien für wahrscheinlich halte.

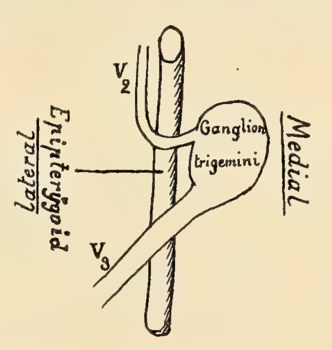
Schon Rathke hat (1839) diese Homologie angenommen; Leydig (1872, p. 25) dieselbe in physiologischem Sinne vertreten; P. Albrecht sich in einigen Schriften wiederholt für dieselbe ausgesprochen (z. B. in 1884, Sur les spondylocentres épipituitaires etc., p. 16: „Les os alisphénoïdes du crâne des mammifères, ne sont pas des os du crâne, mais des os de la face, et encore plus loin que les alisphénoïdes des mammifères sont homologues des alisphénoïdes des crocodiles, des apophyses alisphénoïdiennes des tortues et des serpents, de la columelle du crâne des lacertiliens kiônocrânes . . .“). Auch Baur hat dieselbe zeitweise vertreten (1886, Zoolog. Anz., Bd. 9, p. 736), später aber wieder verworfen (1889, Zoolog. Anz., Bd. 12, p. 45). — Ich selbst habe mich wiederholt für diese Homologie ausgesprochen (1910, Anat. Anz., Bd. 36, p. 39, und 1912, Verhandl. der anatom. Gesellsch., p. 89—97). An dem zuletzt genannten Orte habe ich dieselbe, auf Grund einer Vergleichung der Verhältnisse der Säuger mit denjenigen der *Hatteria* und *Chelone*, näher begründet. — Broom hat, nach dem Zeugnis von Gregory (1913), in einer mir bisher leider nicht zugänglich gewesenen Arbeit (aus dem Jahre 1909), ebenfalls die Homologie „Alisphenoid-Epipterygoid“ ausgesprochen. Gregory bezeichnet daher (1913, p. 13) diese Anschauung als Broom's „alisphenoid-epipterygoid“ hypothesis, was insofern nicht richtig ist, als diese Hypothese, wie aus obigem hervorgeht, schon lange vor Broom aufgestellt gewesen ist. Im übrigen schließt sich Gregory dieser Homologisierung an; er diskutiert die Fragen: „Whence do these alisphenoids of reptiles (der Krokodile, Dinosaurier und Cynodonten, d. Ref.) and mammals arise? Were they derived through the transformation of basipterygoid processes such as are represented in the lizard (Gaupp)? Or were they derived through the transformation of the elements called epipterygoids in *Sphenodon* (Broom, 1909)?“, und sagt dann (p. 13 und 14): „Broom's ‚alisphenoid-epipterygoid‘ hypothesis is greatly strengthened by the evidence offered both in the chondrocranium and in the adult skull of *Sphenodon*. There the bones usually called epipterygoids have close topographic similarities to the alisphenoids of mammals, Cynodonts, Crocodiles and Dinosaurs: viz., they are lateral to the basisphenoid and pituitary fossa, anterior to the proötics,

inferior to the parietals, anterior to the proötic foramen (for the trigeminus), and fill the gap between the true orbitosphenoid and the proötics."

Gaupp hat die Homologie zwischen Epipterygoid und aufsteigendem Teile der Ala magna ossis sphenoidei (also der Ala temporalis) abgelehnt, zuerst 1900 (Anatom. Hefte, Bd. XV, p. 541 und 542), dann 1902 (Anatom. Hefte, Ala temporalis-Arbeit). In der ersten Arbeit heißt es (a. a. O.): „Eine Homologisierung des Antipterygoid (so nennt Gaupp die „Columella" oder das Epipterygoid) mit dem Alisphenoid ist aber unmöglich, da ersteres Skelettstück, wie ich nachgewiesen, genetisch dem Palatoquadratum zugehört und dem Processus ascendens des Palatoquadratums bei den Amphibien entspricht. Auch verläuft der erste Trigeminusast medial von dem Antipterygoid, während der zweite und dritte Ast hinter dem Knochen hinwegziehen; es würde also nur für den ersten Ast sich ein ähnliches Verhalten ergeben, wie es der erste Ast in bezug auf das Alisphenoid bei den Säugern zeigt." In 1902 (p. 208) weist Gaupp, nach Betonung der genetischen Zugehörigkeit der „Columella" (des Epipterygoids) der Reptilien zum Palatoquadratum, darauf hin, daß er bisher bei den Säugern nichts gefunden habe, was für einen genetischen Zusammenhang der Ala temporalis (d. i. nur der auf-



Textfig. 161. Schema zur Erläuterung der Lagebeziehungen zwischen Ramus secundus (V_2) et tertius (V_3) Trigemini und Ala temporalis in den Mammalia ditremata, ausgenommen *Diaelphys.* Bezüglich der letzteren s. die Erklärung der Textfig. 162.



Textfig. 162. Schema zur Erläuterung der Lagebeziehungen zwischen Ramus secundus (V_2) et tertius (V_3) Trigemini und Epipterygoid in den Reptilien, vornehmlich Rhynchocephalen und Sauriern. In jungen *Didelphys*-Embryonen sind die Lagebeziehungen der beiden genannten Nerven zu der Ala temporalis genau so.

steigende Teil der Ala magna ossis sphenoidei) mit dem Palatoquadratum spräche. Und an anderer Stelle (p. 191) heißt es, daß wir mit dem Vorhandensein der Columella (des Epipterygoids) bei den Säugern nicht mehr zu rechnen hätten.

Die zwei wesentlichsten Gründe für Gaupp's Ablehnung der in Rede stehenden Homologie sind demnach: 1. Die ontogenetische Selbständigkeit des aufsteigenden Teiles der Ala magna ossis sphenoidei (Ala temporalis) gegenüber dem Quadratum, d. h., nach der Reichert'schen Theorie, von welcher Gaupp ausgeht, gegenüber dem Incus; also die ontogenetische Unabhängigkeit von diesem, im Gegensatze zur genetischen Abhängigkeit der knorpeligen Grundlage des Epipterygoids vom Palatoquadratum. 2. Das Verhältnis der Ala temporalis zum zweiten Aste des Trigeminus (der erste und dritte Ast scheiden aus, indem sich beide in gleicher Weise verhalten zum Processus epipterygoideus Palatoquadrati und zur jungen Ala temporalis): Der Nerv verläuft, wie Gaupp hervorhebt, bei den Mammalia medial von der Ala temporalis (dem aufsteigenden Teile der Ala magna ossis sphenoidei) nach vorn, bei den Reptilien aber tritt er zunächst (gleich wie der dritte Ast) am caudalen Rande des Epipterygoids vorbei aus der Schädelhöhle bezw. dem Cavum epiptericum heraus, und dann erst verläuft er, sich um die caudale Seite des Skelettstückes herumschlingend, auf dessen lateraler Seite nach vorn (Textfig. 161 und 162, p. 253).

M. E. sind diese beiden Einwände Gaupp's nicht stichhaltig, und ich habe mich auch schon gegen dieselben ausgesprochen (1912, Verhandl. der anatom. Gesellsch., p. 93—96). — Was den ersten Punkt, die onto-

genetische Unabhängigkeit der Ala temporalis (des aufsteigenden Teiles der Ala magna) vom Quadratum, betrifft, so lehrt die Erfahrung, daß ursprünglich, d. h. phylogenetisch, zusammengehörige und daher auch ontogenetisch zusammen entstehende Teile des Knorpelskelettes sich in der aufsteigenden Tierreihe in ihrer ontogenetischen Entwicklung voneinander trennen, emanzipieren, d. h. ontogenetisch selbständig entstehen können, wie dies auch aus der allgemeinen Darstellung Gaupp's in seiner Bearbeitung des Kopfskelettes im O. Hertwig'schen Handbuche (1905/06) hervorgeht. Und gerade im Beispiele des Epipterygoids und Palatoquadratums ist ein solcher Vorgang in der Reihe der Reptilien deutlich zu erkennen: bei *Hatteria*- und Schildkrötenembryonen steht der Processus epipterygoideus noch lange Zeit in knorpeligem Zusammenhange mit der Pterygopalatinspange des Palatoquadratums, und erst die Ossification läßt das Epipterygoid selbständig werden; bei *Lacerta* aber unter den Sauriern ist der Zusammenhang nur noch im Vorknorpelstadium des Skelettes vorhanden und bei manchen Ascalaboten dürften hier noch weiter fortgeschrittene Verhältnisse vorliegen. Wenn nun bei den Säugern die Ala temporalis (der aufsteigende Teil der Ala magna des Keilbeines) vom Quadratum gänzlich unabhängig entsteht, so kann darin das Ergebnis eines noch weiter gediehenen Fortschreitens des bei den Reptilien bereits angebahnten Vorganges der Emanzipation vom Mutterboden erblickt werden, so daß also in dieser vollkommenen ontogenetischen Selbständigkeit der Ala temporalis und ihrer ontogenetischen Unabhängigkeit vom Quadratum kein sicherer Grund gegen die Gleichsetzung des Skelettstückes mit dem Processus epipterygoideus Palatoquadrati bezw. dem Os epipterygoideum der Reptilien gegeben ist.

Was das Verhältnis zum zweiten Trigeminusaste betrifft, so braucht an und für sich in der angegebenen Verschiedenheit der Lagebeziehung zu dem (gleichen) Nerven durchaus kein entscheidender Grund gegen die Annahme der Homologie beider Knochen erblickt zu werden; denn die Erfahrung lehrt, daß zweifellos homologe Skelettstücke zu dem gleichen Nerven ganz verschiedene Lage haben können, was ich schon wiederholt, so auch gerade für die vorliegende Frage (1912, Verhandl. der anatom. Gesellsch., p. 95), an Beispielen erläutert habe und was ja auch von anderen Autoren, z. B. Gaupp, anerkannt wird. Der Vollständigkeit halber sei hier wenigstens ein Beispiel dafür angeführt: das Verhalten der Chorda tympani zum dorsalen Abschnitte der Hyoidbogenspange der Säugetiere: bei *Didelphys* und *Manis* liegt und verläuft der Nerv medial von dem Skelettteile, bei den anderen bisher darauf untersuchten Säugern (z. B. *Homo*, *Lepus*, *Mus*) lateral von demselben. Von diesem Standpunkte aus habe ich dann (a. a. O., p. 95 und 96) gerade auf Grund der *Chelone*-Verhältnisse erörtert, wie es bei den Säugern, unter der Annahme der Homologie zwischen Ala temporalis und Epipterygoid, zur Verlagerung des zweiten Trigeminusastes, aus seiner Reptillage caudal und lateral von dem Skelettstücke zu seiner Säugerlage medial von demselben, habe kommen können: zu diesem Zwecke habe ich hingewiesen auf die geringe Größe, insbesondere Höhenentwicklung, des Processus epipterygoideus bei den Schildkröten, und das ursprüngliche Vorhandensein eines weiten, offenen, d. h. nicht von Skeletteilen begrenzten Raumes zwischen dem unteren Rande des Processus descendens ossis parietalis und dem oberen Rande des Processus epipterygoideus; ein Umstand, durch welchen es dem Nerven ermöglicht worden sei, medialwärts zu wandern, d. h. medialwärts verlagert zu werden; denn aktiv wandern konnte wohl der Nerv nicht, sondern er mußte durch von außen kommende Ursachen verlagert werden. Über den Charakter dieser Ursachen habe ich mich damals nicht ausgesprochen; man geht aber wohl nicht fehl, wenn man annimmt, daß diese Ursachen in einer bei den Säugern erfolgten stärkeren Drehung der Augen nach vorn gegeben gewesen sein mußten.

Als ich damals, in meinem Vortrage, die eben wiedergegebene Auffassung niederschrieb und begründete, war mir eine, inzwischen von mir in meinen Serien festgestellte, für unsere Frage wichtige und meiner Ansicht über die in Rede stehende Homologie überaus günstige Tatsache noch nicht bekannt: nämlich daß bei jungen Embryonen von *Didelphys* (spec.?), von etwa $1\frac{1}{2}$—$1\frac{3}{4}$ cm Scheitelsteißlänge, der zweite Trigeminusast sich zum aufsteigenden Teile der Ala magna (Ala temporalis) heute noch genau so verhält wie bei den Reptilien zum Processus epipterygoideus des Palatoquadratums (Epipterygoid, Columella), daß also die bisherige, auch von

mir bislang geteilte Ansicht, daß bei allen Säugetieren, insbesondere Ditremata, der zweite Trigeminusast sich zum aufsteigenden Teile der Ala magna ossis sphenoidei (Ala temporalis) anders verhalte als bei den Reptilien zum Epipterygoid (Columella), gar nicht richtig ist. Bei solchen jungen *Didelphys*-Embryonen, bei welchen das Knorpelskelett bereits voll entwickelt, von der Verknöcherung der Ala temporalis aber noch keine Spur vorhanden ist, setzt sich der Processus alaris s. basipterygoideus, an seiner vorderen lateralen oberen Ecke, in einen ihm kontinuierlich verbundenen knorpeligen Fortsatz fort, welcher schräg laterodorsalwärts und zugleich ein wenig oralwärts gerichtet ist und sich oben, von unten und der lateralen Seite her, an den unteren Rand der Commissura parietoorbitalis anlehnt: es ist die knorpelige Anlage des aufsteigenden Teiles der Ala magna des Keilbeins, also der Ala temporalis. Da dieselbe in sagittaler Richtung wenig ausgedehnt und, in bezug auf das Cavum epiptericum, ziemlich weit vorn gelegen ist, so bleibt caudal von ihr das Cavum epiptericum seitlich ohne Skelettabschluß, und der Abschluß wird hier gegeben durch eine bindegewebige, zwischen dem unteren Rande der Commissura parietoorbitalis und dem lateraloberen Rande des Processus alaris s. basipterygoideus ausgespannte Membran, ganz in ähnlicher Weise, wie es Gaupp für *Echidna* (1902, p. 204) beschrieben hat. Der dritte Trigeminusast tritt nahe dem caudalen Rande dieser Membran aus, und zwar so, daß er, zum mindesten großenteils, von der Membran umfaßt wird. Alles Nähere behalte ich mir für eine spätere besondere Darstellung vor.

Was nun den zweiten Trigeminusast und den beschriebenen knorpeligen Abschnitt des aufsteigenden Teiles der Ala magna, die Ala temporalis, betrifft, so ist ihr gegenseitiges Lageverhältnis folgendes: der Nerv tritt hinter dem caudalen Rande des Skelettstückes, demselben unmittelbar anliegend, in ventrolateraler Richtung aus, und wendet sich dann, unter sofortiger Abgabe der Verbindung zum Ganglion sphenopalatinum (nasale) und der Rami pterygopalatini s. palatini descendentes für den Gaumen, lateral vom Skelettstücke nach vorn, oralwärts. Das ist also genau das gleiche Verhalten des Nerven zu dem aufsteigenden Teile der Ala magna (der Ala temporalis) wie bei den Reptilien zum Processus epipterygoideus (ascendens) Palatoquadrati und dem späteren Os epipterygoideum. Ich kann dies für vier *Didelphys*-Embryonen (spec.?) feststellen. Damit wäre der aus dem Verhalten des zweiten Trigeminusastes sich ergebende Einwand Gaupp's gegen die Homologie „Epipterygoid-Ala temporalis (bezw. aufsteigender Teil der Ala magna ossis sphenoidei)“ durch direkte Beobachtung entkräftet[1]. Jene Verlagerung des zweiten Trigeminusastes von der caudolateralen Seite der Ala temporalis auf deren mediale Seite ist also erst bei den Mammalia selbst erfolgt, innerhalb der Mammalia ditremata; und zwar wahrscheinlich bei den Ditremata unabhängig von den Vorgängen bei den Monotremata, bei welchen, wie ich aus der Darstellung Gaupp's für *Echidna* (vergl. z. B. p. 200 in 1902, Ala temporalis-Arbeit) schließen zu dürfen glaube, der zweite Trigeminusast offenbar schon so gelagert ist wie bei den höheren Ditremata, den Placentaliern, wenigstens soweit dieselben bisher daraufhin untersucht sind.

So bleibt nach meiner Ansicht nur eine einzige, auch von Gaupp (1902, p. 207—211) in ihrer Bedeutung erörterte Tatsache übrig, welche unter Umständen als gegen die Homologie des aufsteigenden Teiles der Ala magna oder kurz der Ala temporalis mit dem Epipterygoid sprechend angesehen werden könnte:

[1] Dieses Verhältnis zwischen Ramus secundus Trigemini und Ala temporalis ist auch noch auf etwas späterer Embryonalstufe zu erkennen, bei Embryonen von knapp 3 cm Scheitelsteißlänge, wie Textfig. 169a—c (p. 265) zeigt. Die drei Schnitte folgen, entsprechend a—c, in caudooraler Richtung, in gewissen Abständen voneinander, in der Serie aufeinander. a zeigt den noch knorpeligen Processus basipterygoideus (alaris) und ihm am seitlich oberen Rande aufsitzend den caudalen, offenbar aus der erwähnten Membran hervorgegangenen Teil des Knochens der Ala temporalis (= aufsteigender Teil der Ala magna sphenoidei). b zeigt unten den Processus basipterygoideus, oben, in einiger Entfernung von demselben, wieder den Knochen der Ala temporalis, zwischen beiden eine Lücke, durch welche der zweite Trigeminusast (V_2) austritt. c zeigt den knorpeligen Teil der Ala temporalis (punktiert), demselben oben aufsitzend den vordersten Teil des Knochens der Ala temporalis, lateral vom Knorpel den Ramus secundus Trigemini (V_2), neben dem Knorpel nach vorne verlaufend. Der V_2 ist also caudal von dem Knorpel der Ala temporalis, und in einem tieferen Niveau. als der obere Rand des Knorpels liegt, aus dem Cavum cranii ausgetreten. Er tritt auf dieser Stufe schon durch ein Loch der Ala temporalis aus, welches zwischen dem Knochen der Membrana obturatoria und dem Knorpel der Ala temporalis, caudal von dem letzteren, liegt.

die (oben schon berührte) Tatsache nämlich, daß nicht bei allen Säugern (es kommen, aus gewissen Gründen, einstweilen nur die Ditremata in Betracht) im Embryo der Knorpel der Ala temporalis von dem Knorpel des Processus alaris (basipterygoideus), durch eine nicht knorpelige Zwischenschicht, getrennt, sondern bei manchen Formen demselben hyalinknorpelig, also kontinuierlich, verbunden ist, und zwar, so viel man bis jetzt weiß, von Anfang an; so wie es bei *Didelphys* zu sein scheint. (Ich habe bisher bei *Didelphys*-Embryonen immer nur einen Zustand der homokontinuierlichen Verbindung zwischen den Knorpeln des Processus basipterygoideus und der Ala temporalis [aufsteigender Teil der Ala magna] gesehen; er ist auch schon in meinen jüngsten Serien [Embryo von $1\frac{1}{2}$—$1\frac{3}{4}$ cm Schstlg] gegeben. Freilich ist auf dieser Stufe das Knorpelskelett bereits in völlig reifem Zustande, und es wäre nicht ausgeschlossen, daß auf einer vorausgehenden, noch jüngeren Stufe die beiden Knorpeln, durch eine eingeschobene Zwischenschicht, voneinander getrennt sind. Das müssen spätere Untersuchungen an jüngeren Embryonen, als sie mir zur Verfügung stehen, entscheiden. Einstweilen nehme ich hier die für meine Erwägungen ungünstigeren Verhältnisse, nämlich diejenigen des kontinuierlichen Zusammenhanges der beiden Knorpeln von Anfang an, als gegeben und wahrscheinlich an, um eben meinen Erwägungen eher ein Hindernis zu viel als eines zu wenig entgegenzustellen.) Gerade die Tatsache nun, daß diese primär knorpelige Verbindung zwischen Ala temporalis und Processus alaris (basipterygoideus) bei einer so primitiven Form wie *Didelphys* vorhanden ist, während sie im allgemeinen bei den höheren Formen (z. B. *Lepus*, *Canis*, *Felis*, *Homo*) fehlt, und eine eventuell stattfindende knorpelige Verbindung der beiden Skelettstücke erst sekundär auftritt, gibt gewiß zu denken und könnte als gegen die in Rede stehende Homologie, weil gegen die genetische Selbständigkeit der Ala temporalis gegenüber dem Processus basipterygoideus (alaris) zeugend, angesehen werden. Doch kann man auch diesem Einwande begegnen, indem man, wie ich es oben schon getan habe, unter der Annahme der Homologie zwischen Ala temporalis und Epipterygoid sich vorstellt, daß die dann notwendigerweise ursprünglich vorhanden gewesene Trennung der Ala temporalis vom Processus alaris (basipterygoideus)[1] sich gerade bei den höheren Formen noch bis auf den heutigen Tag in die Ontogenese hinein erhalten hat unter dem Einflusse des enorm verstärkten Wachstums des Gehirnes, d. h. teils aus mechanischen Gründen (Druck des wachsenden Gehirnes), teils weil so dem Wachstume des Gehirnes geringerer Widerstand entgegengesetzt wurde; während es bei den niedrigen, also dauernd auf tieferer Stufe stehengebliebenen Formen, unter dem Fehlen jenes Einflusses, zur frühzeitigen oder gar primordialen, d. h. in der heutigen Ontogenese bereits ab origine gegebenen Fusion beider Skelettstücke gekommen wäre. Zwischen zwei hier möglichen Extremen der Ontogenese wären dann alle Übergänge denkbar.

Was mich jetzt vor allem dazu bestimmt, anzunehmen, daß tatsächlich diese Überlegungen richtig sind und die Ala temporalis der Mammalia dem Epipterygoid (der „Columella“) der Reptilien, im Sinne einer morphologischen Homologie, entspricht, ist die Tatsache, daß zu der eigentlich vollkommenen Übereinstimmung in der sonstigen Lage, auf welche ich schon früher (1912, Verhandl. der anat. Gesellsch.), unter Bezugnahme auf das Cavum epiptericum und seinen Inhalt, sowie auf die Nachbarschaft von Pterygoid und Parietale und die Verbindung namentlich mit dem letzteren, hingewiesen habe (1912, p. 90—93), und welche auch aus den oben angeführten Worten Gregory's klar und überzeugend hervorgeht, nunmehr auch noch die vollkommene Übereinstimmung zwischen den beiden Skelettstücken in dem Verhältnis zum zweiten Trigeminusaste hinzukommt, wenn man *Didelphys*, d. h. aber eine unter den rezenten Mammalia, insbesondere Ditremata, außerordent-

---

[1] Unter der Annahme der Homologie zwischen Ala temporalis und Epipterygoid mußte diese Trennung deswegen ursprünglich vorhanden sein, weil die Ala temporalis dann ja genetisch nichts mit dem Processus alaris (basipterygoideus) zu tun hatte, sowenig wie das Epipterygoid mit dem Processus basipterygoideus. Da nun der Processus alaris ganz zweifellos dem Processus basipterygoideus homolog ist, so geht also die Ala magna ossis sphenoidei aus zwei Skelettstücken hervor, welche, unter der Annahme der in Rede stehenden Homologie, eben phylogenetisch nichts miteinander zu tun haben, der Ala temporalis (Epipterygoid) und dem Processus alaris (basipterygoideus). Daher mußte ursprünglich eine Trennung zwischen beiden notwendigerweise vorhanden sein.

lich tief stehende Form, zur Vergleichung heranzieht. Nimmt man die Homologie zwischen Epipterygoid und Ala temporalis an, so ist das Verhalten des zweiten Trigeminusastes zur Ala temporalis bei *Didelphys* ohne weiteres und ohne jegliche Schwierigkeit erklärt: es ist das Fortbestehen des alten, schon von den Amphibien an gegebenen Zustandes, das Fortbestehen des ursprünglichen Verhältnisses zwischen dem Nerven und dem Processus epipterygoideus (ascendens) palatoquadrati, der Grundlage des Epipterygoids oder der „Columella". Nimmt man die in Rede stehende Homologie nicht an, dann ist das Verhältnis zwischen zweitem Trigeminusast und Ala temporalis bei *Didelphys* sehr schwer verständlich und kaum erklärlich. Denn: unter Verwerfung der Homologie zwischen Ala temporalis und Epipterygoid muß man, da die reptilischen Vorfahren der Mammalia ein Epipterygoid zweifellos besessen haben (was aus der Verbreitung dieses Knochens in der Klasse der Reptilien ohne weiteres hervorgeht), annehmen, daß bei den unmittelbaren Vorfahren der Mammalia der Processus epipterygoideus palatoquadrati, und damit das Os epipterygoideum, verloren gegangen sei, und daß sich dann, im Laufe der Zeiten, ausgehend vom Processus basipterygoideus, welcher zum Processus alaris wurde, und in unmittelbarem Anschlusse an dessen lateral oberen Rand, allmählich ein neues knorpelig präformiertes Skelettstück entwickelt und in laterodorsaler Richtung entfaltet habe. Da wäre es nun, wenn auch nicht unmöglich, so doch immerhin außerordentlich auffallend, wenn bei diesem Vorgange sich das neue Skelettstück bei den höheren Mammalia lateral, bei der *Didelphys* aber oral und medial von dem Nerven entfaltet hätte, der Nerv also bei *Didelphys* nicht, wie bei allen anderen Säugern, den Zeitraum des notwendig vorhanden gewesenen skelettlosen seitlichen Abschlusses des Cavum epiptericum benutzt hätte, seine Bahn medialwärts zu verlagern und, wie bei den übrigen Säugern, in eine direktere Richtung auf sein Endziel zu bringen. Sehr leicht dagegen wird die ganze Sache verständlich, wenn wir in den Verhältnissen der *Didelphys* nicht einen zufällig und nur äußerlich den Verhältnissen der Reptilien ähnlichen Zustand erblicken, sondern einen alten, sehr primitiven, in unmittelbarer Anknüpfung an die Reptilverhältnisse gegebenen Status, welcher dies dann natürlich nur unter der Annahme der Homologie zwischen Ala temporalis und Epipterygoid sein könnte. Die frühzeitige oder gar primordiale Vereinigung der sich entwickelnden Ala temporalis mit dem Processus alaris (Processus basipterygoideus) in der Ontogenese wäre danach, in phylogenetischer Hinsicht, als ein sekundärer Vorgang, als das Produkt einer sekundären Abänderung der Entwicklungsweise, aufzufassen.

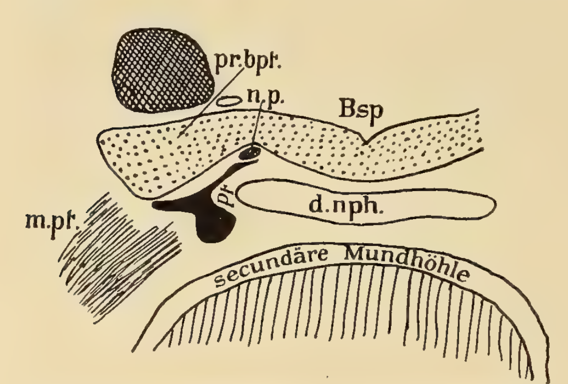
So glaube ich also, daß die Annahme der Homologie zwischen Ala temporalis (dem aufsteigendem Teile der Ala magna ossis sphenoidei der menschlichen Anatomie) und Epipterygoid (Columella) gut begründet ist; und ich halte in der Tat die Richtigkeit dieser Annahme für sehr wahrscheinlich. Nimmt man diese Homologie nicht an, so bleibt nichts anderes übrig, als die Ala temporalis (den aufsteigenden Teil der Ala magna) als ein sekundäres Produkt des Processus alaris (basipterygoideus) zu betrachten, hervorgegangen und entstanden aus einer allmählichen Vergrößerung desselben, insbesondere einer Auswachsung seines lateral oberen und vorderen Randes nach seitlich und oben hin. Diese zweite Annahme setzt zwar keine morphologischen Unmöglichkeiten voraus, erscheint mir aber, bei der weiten Verbreitung des Epipterygoids, bei seiner Anwesenheit am Schädel der Cynodontia, also der nächsten Verwandten der Mammaliavorfahren, angesichts des Verhaltens des zweiten Trigeminusastes zur Ala temporalis bei *Didelphys* sowie endlich der Übereinstimmung der Ala temporalis mit dem Epipterygoid in der gesamten sonstigen Topographie, als wenig wahrscheinlich; denn sie setzt eigentlich voraus, daß ein bei den Reptilien und damit auch höchstwahrscheinlich bei den Vorfahren der Mammalien vorhanden gewesenes Skelettstück, das Epipterygoid (die Columella), verloren gegangen sei und daß sich dann so gut wie genau an dessen Stelle sekundär wieder ein neues Skelettstück gebildet habe.

Daß, bei meiner Auffassung, die Verhältnisse der *Echidna*, bei welcher es, wie aus Gaupp's Darstellung hervorgeht (vergl. z. B. 1902, p. 205 und 206), im Bereiche des aufsteigenden Teiles der Ala magna des Keilbeins (also der eigentlichen Ala temporalis) ontogenetisch nicht mehr zur Knorpelbildung kommt, als sekundär, als das Produkt einer sekundär abgeänderten, und zwar durch Reduktion des Knorpelstadiums, also der

knorpeligen Präformation, abgeänderten Entwicklungsweise aufzufassen ist, liegt auf der Hand und ist oben schon von mir hervorgehoben worden.

Da die Epipterygoide, als Abkömmlinge der Palatoquadrata, ursprünglich zum Visceralskelette gehören, so hat man sich also, bei Annahme der Homologie zwischen ihnen und den Alae temporales, zu vergegenwärtigen, daß bei den Mammalia, mit der Vergrößerung des Cavum cranii durch Aufnahme des Cavum epiptericum, auch ein Teil des Visceralskelettes, zur Begrenzung und Umwandung der Schädelhöhle, in die Wand des Neurocraniums aufgenommen worden ist, in ähnlicher Weise, wie auch der oberste Teil der Hyoidbogenspange in dieselbe aufgenommen wird, um dann, als Processus styloides, als ein Teil derselben zu erscheinen.

b) Pterygoid. Hier sei kurz bemerkt, daß m. E., neben manch anderem, die sicher feststehende Homologie des Processus alaris der Säugetiere mit dem Processus basipterygoideus der Reptilien (wie überhaupt der Nonmammalia) die von mir (1909, Arch. f. Anatomie, Suppl., p. 26—43, und 1910, Anatom. Anz., Bd. 36) vertretene und gegen Gaupp verteidigte Homologie zwischen dem Pterygoid der Mammalia und demjenigen der Nonmammalia nicht nur stützt, sondern geradezu fordert: denn wie das Säugerpterygoid auf der Unterseite des Processus alaris entsteht und liegt (s. die Textfig. 19, 22 u. 23, p. 124 u. 133, und Textfig. 163, p. 258), so liegt bei manchen Nonmammalia (z. B. *Hatteria*, Textfig. 164, p. 258; *Emys*, Textfig. 15 und 16, p. 122) das Pterygoid mit einem Fortsatze unter dem Processus basipterygoideus. Das Pterygoid der Säuger liegt, wenigstens ursprünglich, beim jüngeren Embryo, nicht etwa unter der eigentlichen Schädelbasis, d. h. dem aus der Basalplatte hervorgegangenen Teile, sondern unter einem seitlichen Fortsatze derselben, eben dem Processus alaris (basipterygoideus), d. h. es hat genau die Lage wie der betreffende, von mir Processus medialis genannte Teil des Pterygoids der Nonmammalia, welcher unter dem Processus basipterygoideus, dem Homologen des Processus alaris der Mammalia, gelegen ist. Außerdem liegt das Säugerpterygoid caudal vom Palatinum und mit seinem vorderen Abschnitte unter (nicht über) demselben, d. h. es hat genau die gleichen Lagebeziehungen zum Palatinum wie das Pterygoid der Nonmammalia. — Bei *Echidna* ist das Pterygoid aus seiner ursprünglichen Lage, welche es bei den Ditremata zumeist behalten hat, sekundär herausgedrängt und verschoben worden, nämlich caudalwärts, und zwar infolge einer starken caudalen und sekundären Verlängerung des sekundären Gaumens und damit auch Verschiebung des Palatinums. In den Bereich seines ursprünglichen Platzes unter dem Processus basipterygoideus, indessen, wie mir scheint, nicht ganz genau an die gleiche Stelle, ist dann ein Teil des caudalwärts vorgerückten Palatinums getreten, und zwar ein Teil der Pars perpendicularis dieses Knochens, welcher daher auch über dem übrigen Palatinum liegt und gelegen sein muß, und nicht unter demselben, wie es für das Pterygoid, meines Wissens in der ganzen Quadrupedenreihe, charakteristisch ist; wenigstens soweit Palatinum und Pterygoid überhaupt in engere Verbindung miteinander treten. Da dieser Teil des Palatinums,



Textfig. 163. Querschnitt durch den Processus basipterygoideus (*pr. bpt.*), das Pterygoid (*Pt*) und Ductus nasopharyngeus (*d. nph.*) eines *Didelphys*-Embryos (spec.?) von $1\frac{1}{2}$—$1\frac{3}{4}$ cm Scheitelsteißlänge. *Bsp* = Basalplatte im Bereiche des späteren Basipostsphenoids. *m. pt.* = Musculus pterygoideus. *n. p.* = Nervus petrosus major s. Vidianus.



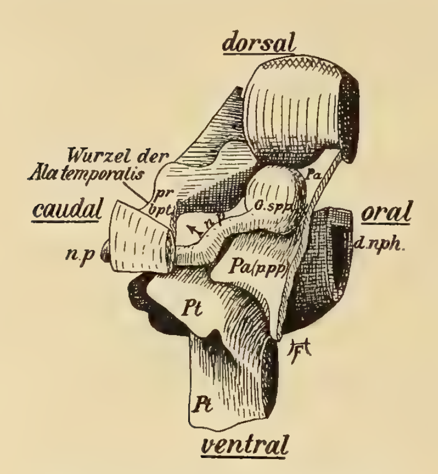
Textfig. 164. Aus einem Querschnitte durch den Kopf eines 4 cm langen *Hatteria*-Embryos im Bereiche des Cavum epiptericum. *III* = Oculomotorius. *IV* = Trochlearis. *VI* = Abduceus. *VIIp* = Ramus palatinus n. facialis. *Ggl* V_1 = Ganglion rami primi (ophthalmici) n. trigemini.

wie G a u p p entdeckt hat, selbständig entsteht, wird er von diesem Autor auch für einen selbständigen Knochen, und nicht für einen Teil des Palatinums gehalten, und dem Parasphenoid der Nonmammalia und dem Pterygoid der Mammalia ditremata verglichen (1905, Anatom. Anz., Bd. 27). Diese Homologien kann ich nicht als richtig anerkennen, ganz besonders nicht diejenige mit dem Pterygoid der Mammalia ditremata, für welches ich die Gründe früher (1909 und 1910, a. a. O.) angegeben habe und sich die Gründe auch bereits aus dem soeben Gesagten teilweise ergeben, namentlich aus demjenigen über das gegenseitige Verhältnis von Palatinum und Pterygoid und der sekundären caudalen Ausdehnung des sekundären Gaumens und der Verschiebung in demselben bei *Echidna.* Die ontogenetisch selbständig erfolgende Entstehung ist m. E. anders zu deuten, nämlich als sekundäre Erscheinung, hervorgerufen durch eine sekundäre Division des Knochens infolge der sekundären Ausdehnung und Verschiebung des sekundären Gaumens nach hinten, und daher in gleicher Weise zu beurteilen wie die sekundäre ontogenetische Selbständigkeit der Pars extranasalis des Prämaxillare bei dem gleichen Tiere (vergl. darüber meine Ausführungen im Anatom. Anz. 1911, Bd. 38, p. 48—55, gelegentlich der Diskussion der Septomaxillarefrage).

Für mich also steht, nach reiflicher Überlegung und Abwägung aller in Betracht kommender morphologischer Tatsachen, welche ich aber, aus gewissen Gründen, nämlich weil ich im zweiten Teile der Arbeit auf diese Frage nochmals eingehend zurückzukommen habe, in dieser kurzen Zusammenstellung nicht alle aufgeführt habe, die Sache, nach wie vor, so: das sogenannte Pterygoid der Mammalia ditremata ist wirklich ein echtes Pterygoid, kein Parasphenoid, und verdient also die Bezeichnung Pterygoid, und nur diese. Es ist homolog dem Pterygoid der Nonmammalia und entspricht hier in erster Linie dem, gleich ihm selbst, auf der Unterseite des Processus basipterygoideus (alaris) gelegenen Teile desselben, wie er bei *Hatteria* und Schildkröten gegeben ist; jedoch, wie ich schon früher gesagt habe, demselben nicht ausschließlich, da noch die Verbindung mit dem Palatinum hinzukommt. Bei *Echidna* entspricht diesen beiden Knochen der bisher als Pterygoid gedeutete und bezeichnete, c a u d a l vom Palatinum und mit seinem vordersten Abschnitte u n t e r demselben gelegene, sich zum Palatinum also genau so wie das Pterygoid der Mammalia ditremata und der Nonmammalia verhaltende, auch von G a u p p als Pterygoid aufgefaßte Knochen; nicht aber der neue Knochen, welchen G a u p p (1905, Anatom. Anz., Bd. 27) entdeckt hat, und welcher zwar in der Nähe des Processus basipterygoideus (Processus alaris, Ala temporalis nach G a u p p), ganz medial an der Wurzel desselben, aber ü b e r dem Palatinum gelegen ist. Es ist also, m. E., nicht das Pterygoid der Mammalia ditremata neu zu deuten, noch dasjenige der *Echidna*, sondern der neue, von G a u p p entdeckte, ü b e r dem Palatinum gelegene Knochenkern der *Echidna.* Meiner Ansicht nach hat dieses Knochenstück bestimmt nichts mit dem Pterygoid der Mammalia ditremata zu tun, wahrscheinlich auch nichts mit dem Parasphenoid der Nonmammalia, sondern entspricht höchstwahrscheinlich einem Teile der Pars perpendicularis des Palatinums, und zwar insbesondere dem Hauptteile der Lamina medialis der Pars perpendicularis; eine Meinung, für welche auch die von G a u p p (1908, p. 586, 611, 639) festgestellte und hervorgehobene Tatsache angeführt werden kann, daß dasjenige, was sonst an dem Palatinum der *Echidna* von einer Pars perpendicularis, insbesondere der Lamina medialis derselben, noch vorhanden ist, auffallend klein und wenig entfaltet ist, zumal wenn man die sonstigen Säugerverhältnisse in Vergleichung setzt; das, was G a u p p bei *Echidna* allein als Pars perpendicularis Palatini deutet, ist, wie G a u p p selbst sagt (1910), im wesentlichen „nur in einem beschränkten vorderen Gebiete“ des Knochens vorhanden, während im ganzen hinteren Teile desselben nach G a u p p eine solche fehlen würde. Eine solche auffallend geringe Entfaltung der Pars perpendicularis Palatini wäre, wenn sie wirklich gegeben wäre, eine Tatsache, welche um so mehr auffallen müßte, als, worauf ich schon früher (1910, Anatom. Anz., Bd. 36) aufmerksam gemacht habe, gerade die Pars perpendicularis aus dem alten, ursprünglichen, plattenförmigen, einen Knochen von ansehnlicher Größe darstellenden Palatinum der Nonmammalia hervorgegangen ist. — Bei meiner Auffassung wäre natürlich die Lage des in Rede stehenden Knochenstückes an der Wurzel des Processus alaris, wenigstens in so großer Aus-

dehnung, sekundär und nur eine Konvergenzerscheinung zur Lage des Pterygoids der Mammalia ditremata unter diesem Fortsatze, und zu erklären aus der sekundären Ausdehnung und Verschiebung des sekundären Gaumens der *Echidna* nach hinten zu; wobei noch zu bemerken ist, daß, wie ich schon früher hervorgehoben habe (1910, Anatom. Anz., Bd. 36, p. 71 und 72), auch bei manchen Mammalia ditremata, z. B. dem Kaninchen (Textfig. 165, p. 260) *Pa (p.pp)*, die Pars perpendicularis palatini dem Processus alaris (basipterygoideus) von vornher bereits sehr nahe kommt und denselben fast erreicht, so daß er bei nur geringer sekundärer caudaler Verschiebung oder Ausdehnung den Processus alaris erreichen und unter denselben zu liegen kommen müßte.

Bei einem menschlichen Embryo von 5½ cm Scheitelsteißlänge finde ich am caudalen Teile des Palatinums so viele Fissuren, welche größere Teile fast vollständig von dem Hauptteile des Knochens abtrennen, daß es nicht schwierig ist, sich vorzustellen, wie es zur völligen genetischen Selbständigkeit eines caudalen Teiles des Knochens kommen kann.

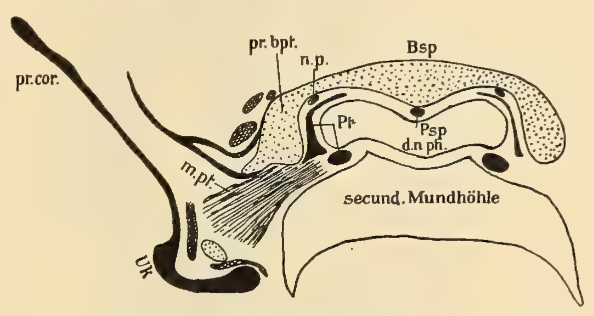


Textfig. 165. Modell der Gegend des Processus basipterygoideus (*pr.bpt.*), des Pterygoids (*Pt*) und des caudalen Teiles der Pars perpendicularis ossis palatini eines Kaninchenembryos. *d. nph.* = Ductus nasopharyngeus. *G. spp.* = Ganglion sphenopalatinum. *n. p.* = Nervus petrosus major s. Vidianus. *Pa* = Palatinum. *Pa(p.pp)* = Pars perpendicularis ossis palatini. *pr. bpt.* = Processus basipterygoideus s. alaris. *Pt* = Pterygoid.

Bei einem menschlichen Embryo von 6¾ cm Scheitelsteißlänge sehe ich das Palatinum, und zwar einen von der Grenze zwischen Pars perpendicularis und Pars palatina (horizontalis) caudalwärts abgehenden Teil, sich rückwärts bis in eine Ebene caudal vom vorderen Rande des Processus alaris (s. basipterygoideus) ausdehnen und hier dorsolateral in sehr nahe Beziehungen zur Ala temporalis, und zwar etwas lateral von ihrer Verbindung mit dem Processus alaris, kommen. Bei so bewandten Verhältnissen finde ich es wirklich nicht schwer verständlich, wie der caudale Teil der Pars perpendicularis Palatini, durch caudale Ausdehnung und Vergrößerung, in unmittelbare Beziehung zum Processus alaris kommen konnte. Dazu kommt noch folgendes: der soeben genannte Teil des Palatinums, selbst ein Stück von ansehnlicher Größe, ist, bei dem in Rede stehenden Embryo, gegen die übrigen caudalen, aber nach vorn von ihm selbst gelegenen Teile des Palatinums fast vollständig selbständig: nur einen sehr geringen Zusammenhang, von ganz geringer Ausdehnung, zeigt er mit den übrigen Teilen; wie schon angegeben: an dem caudalen Rande der Grenze zwischen Pars perpendicularis und Pars horizontalis, sowie mit dem caudalen Rande der Pars perpendicularis. Medial von dem unteren Abschnitte dieses Teiles verlaufen Nervi pterygopalatini abwärts, während der obere Abschnitt dicht an die Ala temporalis herantritt. Dieses Knochenstück bildet also später den caudalen Teil der lateralen Begrenzung der Canales palatini, und entspricht also in seinem unteren, den Nerven benachbarten Abschnitte dem späteren Processus pyramidalis, während der obere Abschnitt noch zur Pars perpendicularis zu rechnen ist. Dieser ganze Teil zeigt also eine gewisse genetische Selbständigkeit, und so ist es m. E. nicht sehr schwer, sich vorzustellen, daß bei einem anderen Tiere ein Teil der Pars perpendicularis palatini ganz selbständig geworden sei und außerdem ganz nahe Beziehungen zur Wurzel der Ala temporalis erlangt habe. Ich hoffe, später Gelegenheit zu haben, diese Verhältnisse näher zu besprechen und durch Abbildungen zu erhärten. Hier kam es mir nur darauf an, zu zeigen, daß es doch nicht so schwer sein kann, sich vorzustellen, und nicht absurd anzunehmen, daß bei einem Mammale ein Teil des Palatinums sich unter die Wurzel der Ala temporalis caudalwärts vorgeschoben und dort genetische Selbständigkeit erhalten habe. Und gerade *Echidna* bietet ja auch noch in einem anderen Deckknochen, nämlich dem Prämaxillare, ein ausgezeichnetes Beispiel ganz außerordentlicher genetischer Selbständigkeit verschiedener Teile eines und desselben Knochens.

Und nun gar bei einem *Didelphys*-Embryo (spec.?), von knapp 3 cm Scheitelsteißlänge, sehe ich, in Fortsetzung der Pars perpendicularis, das Palatinum sich, von vornher kommend, weit unter dem Processus

basipterygoideus (s. alaris) forterstrecken, auf einer Strecke von etwa 250 μ Länge in der Serie, und sich zwischen Unterseite des Processus basipterygoideus und Oberseite des Pterygoides einschieben, wie es aus untenstehender Textfig. 169 a—c (p. 265) erhellt. Hier liegt also der caudale Teil des Palatinums, insonderheit seiner Pars perpendicularis, unmittelbar unter dem Processus basipterygoideus, d. h. unter dem gleichen Skelettstücke des Primordialcraniums, unter welchem in *Echidna* das neue, von Gaupp gefundene Skelettstück liegt. Dieser mit dem Processus basipterygoideus sich verbindende Fortsatz entspricht wahrscheinlich dem Processus sphenoidalis der Pars perpendicularis des menschlichen Gaumenbeines, welcher sich ja ebenfalls, wie bekannt, ans Keilbein anlegt, an den Körper desselben, medial von dem Pterygoid (der inneren Lamelle des Flügelfortsatzes), in unmittelbarer Nachbarschaft der Wurzel der Ala temporalis. Mir will es scheinen, daß dies, abgesehen von der Größe der caudalen Ausdehnung, die gleiche Anlagerungsstätte sei, wie diejenige des neuen, von Gaupp entdeckten Knochens der *Echidna*, welcher, wie Gaupp (1905, Anat. Anz., Bd. 27, p. 294) angibt, „in versteckter Lage an der Schädelbasis medial von der Wurzel der Ala temporalis" liegt; wobei sein vorderer Teil, wie Gaupp selbst hervorhebt, nach vorn von der Abgangsstelle der Ala temporalis, d. h. des Processus basipterygoideus, der Schädelbasis angelagert ist. Demgemäß bezeichnet Gaupp auch 1907 (Verhandl. der anatom. Gesellsch., p. 139) dieses Knochenstück der *Echidna* als „einen Deckknochen der Schädelbasis an der Wurzel der Ala temporalis". Also der Schädelbasis liegt dieser neue Knochen in erster Linie an, nicht dem Processus basipterygoideus, wie es das Pterygoid, die mediale Lamelle des Keilbeinflügelfortsatzes tut (s. Textfig. 163 u. 166, p. 258 u. 261). Ich finde daher, daß das Lageverhältnis dieses neuen Knochens der *Echidna* zum Primordialschädel viel mehr demjenigen gewisser caudaler Teile der Pars perpendicularis ossis palatini, insbesondere z. B. des Processus sphenoidalis des menschlichen Gaumenbeines, entspricht, als dem Lageverhältnis zwischen der medialen Lamelle des Keilbeinflügels, dem Os pterygoides, der Mammalia ditremata und dem Knorpelschädel. Freilich dehnt sich der neue Knochen der *Echidna* an der Schädelbasis etwas weiter caudalwärts aus als das Palatinum der Mammalia ditremata; bis zu dem Foramen caroticum, welches aber dem Foramen caroticum der Ditremata auch nicht entspricht. Diese stärkere caudale Ausdehnung in *Echidna* ist aber nichts besonders Auffälliges, und erklärt sich daraus, daß in diesem Tiere sich das ganze Palatinum, infolge der außerordentlichen Entfaltung des sekundären Gaumens, auffallend weit caudalwärts ausgedehnt hat; und zwar sekundär. Das Ganze ist also eine sekundäre Erscheinung und sekundäre Spezialität der *Echidna*.

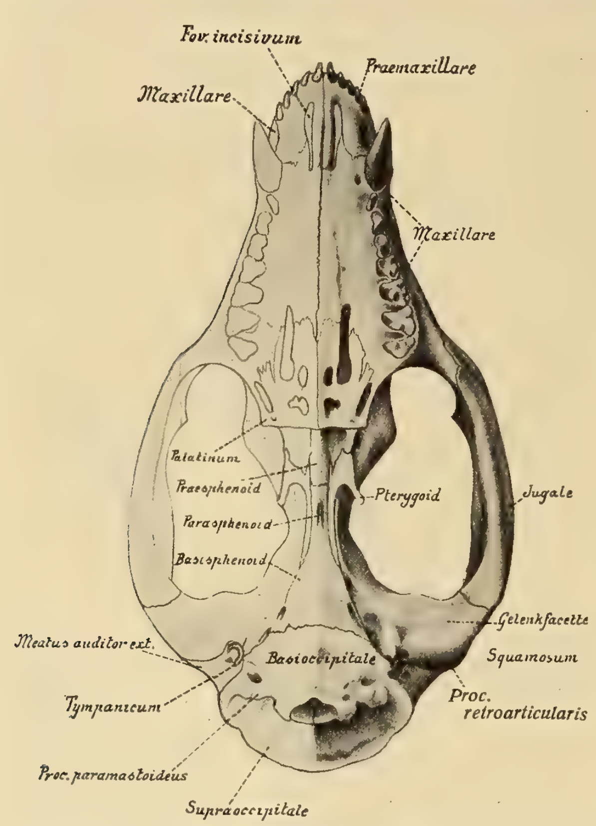


Textfig. 166. Querschnitt durch den Processus basipterygoideus (*pr. bpt.*), das Parasphenoid (*Psp*) und Pterygoid (*Pt*) eines *Didelphys*-Embryos von etwa 10,1 mm Msl. *Bsp* = Basalplatte im Bereiche des Basipostsphenoids. *d. n. ph.* = Ductus nasopharyngeus. *m. pt.* = Musculus pterygoideus. *n. p.* = Nervus petrosus major s. Vidianus. *pr. bpt.* = Processus basipterygoideus s. alaris. *pr. cor.* = Processus coronoides mandibulae. *Psp* = Parasphenoid. *Pt* = Pterygoid. *Uk* = Unterkiefer.

Ich nehme also an, daß in *Echidna* die, infolge der auffallend starken sekundären Ausdehnung des sekundären Gaumens in caudaler Richtung, tatsächlich vorhandene auffallend weite caudale Erstreckung des Palatinums auch dessen Pars perpendicularis, insonderheit auch den Processus sphenoidalis derselben und dessen Nachbarteile, mitbetroffen und so diese Teile, entsprechend der caudalgerichteten Verschiebung, caudalwärts bis unter die Wurzel des Processus basipterygoideus (alaris, Ala temporalis nach Gaupp, 1902), bezw. an die Schädelbasis im Bereiche des Ursprunges des Processus basipterygoideus, gebracht hat, außerdem aber bei diesem Vorgange zu einer Ablösung eines Teiles der Pars perpendicularis vom Hauptknochen und zur selbständigen Verknöcherung des abgelösten Knochenstückes geführt hat; in ähnlicher Weise, wie, in der Oralgegend des gleichen Tieres, die mächtige Entwicklung und seitliche Ausdehnung eines Teiles des Knorpelskelettes, nämlich die Ausbildung der von Gaupp dargestellten Crista marginalis, zur ontogenetischen Zersprengung des Prämaxillare

und zur sekundären Entstehung desselben aus zwei, anfangs selbständigen größeren Knochenstücken, welche erst sekundär zu dem einheitlichen Knochen zusammentreten, geführt hat.

Die Homologie jenes neuen, über dem Palatinum gelegenen Knochenstückes mit dem Parasphenoid der Nonmammalia, insbesondere den seitlichen Teilen desselben, erscheint mir dagegen nicht sehr wahrscheinlich. Aber auch wenn man dieselbe annehmen wollte, worüber ich mich jetzt nicht weiter äußern will, so würde daraus, m. E., nichts für die morphologische Bedeutung des Pterygoids der Mammalia ditremata zu entnehmen sein, denn dieses entspricht, m. E., nicht dem in Rede stehenden neuen Knochenstücke der *Echidna*, noch dem Parasphenoid der Nonmammalia: es ist ein echtes Pterygoid. Auch Gregory hat (1910, p. 150) diese Ansicht gegen Gaupp ausgesprochen, und Bütschli sagt (1910, p. 305): „Die Ansicht (Gaupp), daß nur die Pterygoide der Monotremen denen der Sauropsiden entsprechen, die der übrigen Säuger dagegen den hinteren seitlichen Teilen des Parasphenoids, ist wenig wahrscheinlich." Auch O. Jaekel hat sich (1910, Anm. 2 auf p. 210 und 211) gegen Gaupp's und für meine Ansicht ausgesprochen. — Der einzige, bisher gemachte, wirklich sichere Befund eines echten Parasphenoids bei einem Säugetiere betrifft meine eigene diesbezügliche Beobachtung an *Didelphys*, an welcher ich, zunächst (1908, Anat. Anz., Bd. 32) an Embryonen (unbestimmter Spezies, aus Befunden an erwachsenen Schädeln schließe ich auf *azarae*), dann (1911, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 14, p. 389 und 390) an macerierten Schädeln erwachsener Tiere, und zwar der *Didelphys azarae*, das Rudiment eines echten Parasphenoids (Textfig. 166, p. 261, und 167, p. 262), und zwar den Rest des nach vorn gerichteten Längsschenkels desselben, des Processus cultriformis, gefunden, beschrieben und abgebildet (für das erwachsene Tier vergl. die in Textfig. 167, p. 262, wiederholte Fig. 15, p. 379 der soeben genannten Arbeit aus 1911) habe [1].



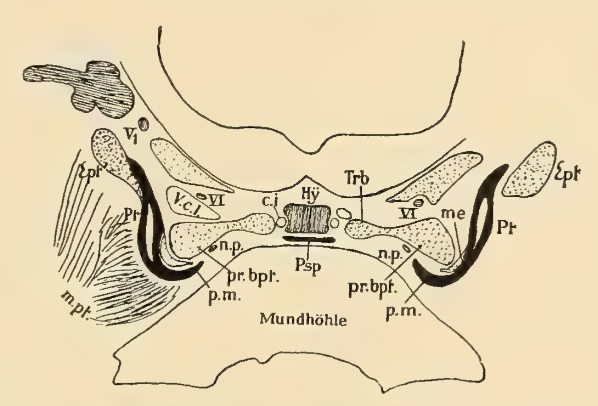
Textfig. 167. Schädelbasis einer erwachsenen *Didelphys azarae*.

[1] In einer meiner früheren Arbeiten (Anat. Anz., Bd. 36, 1910) habe ich für das neue, von Gaupp entdeckte, über dem Palatinum gelegene Knochenstück der *Echidna* wiederholt die Bezeichnung „der angeblich neue Knochen" gebraucht. Gaupp hat dagegen energisch Stellung genommen (Anat. Anz., Bd. 37). Ich erkläre daher folgendes: Die inkriminierte Bezeichnung sollte in keiner Weise eine Verletzung oder Herabsetzung bedeuten; das lag mir vollkommen fern; wie es mir ebenso fernlag, damit etwa sagen zu wollen, daß schon vor Gaupp ein anderer die ontogenetische Selbständigkeit dieses Knochenstückes festgestellt habe. Gaupp's Priorität sollte also in keiner Weise angetastet werden. Das Wort „angeblich" sollte sich nur auf die phylogenetische Seite der Frage beziehen, und zwar auf meinen Standpunkt zu derselben: Da ich in dem Knochenstücke nur einen Teil der Pars perpendicularis ossis palatini zu erblicken geneigt war, so war dasselbe für mich kein phylogenetisch neuer, d. h. bisher unbekannter Knochen des Säugerschädels, wie es für Gaupp, durch seine Homologisierung mit dem Parasphenoid der Nonmammalia, der Fall war, sondern ein Teil eines alten, längst bekannten Knochenstückes des Säugerschädels, welcher nur bei *Echidna* eine sekundäre ontogenetische Selbständigkeit erlangt hatte. Um nun für diese Verschiedenheit der phylogenetischen Auffassung einen kurzen Ausdruck zu haben, welcher zugleich meinen Standpunkt ausdrückte, habe ich die inkriminierte Bezeichnung gewählt und nur in dem hier dargelegten Sinne dann von dem „angeblich" neuen Knochen der *Echidna* gesprochen; ein Ausdruck, welcher also nur dartun sollte, daß ich in dem in Rede stehenden Knochenstücke keinen bisher bei den Säugern noch nicht erkannten, also noch unbekannten selbständigen Knochen, von selbständiger morphologischer Wertigkeit, erblicken könne, sondern nur den sekundär selbständig gewordenen Teil eines alten typischen Säugerknochenstückes, nämlich der Pars perpendicularis palatini. Irgendwelche verletzende, persönliche oder auch sonstige sachlichen Nebenabsichten lagen mir dabei vollständig fern.

Die bei dieser Gelegenheit beobachteten topographischen Verhältnisse erscheinen mir auch für unsere Frage nicht ganz belanglos:

Das von mir bei *Didelphys* gefundene Parasphenoidrudiment ist wohl ganz zweifellos ein Abkömmling des Parasphenoids. Es dürfte hiergegen wohl keine Stimme mit Berechtigung laut werden können. Und ebenso zweifellos ist es, daß dieses Parasphenoidrudiment dem nach vorn gerichteten Längsschenkel des Reptilienparasphenoids, dem Processus cultriformis desselben, entspricht.

Dieser Processus cultriformis des Reptilienparasphenoids hat nun ein ganz bestimmtes Lageverhältnis zu den seitlichen Plattenteilen des Knochens (Textfig. 49, p. 188): er liegt v o r denselben, oralwärts von ihnen; wie man es, unter den rezenten Formen, im erwachsenen Zustande noch gut an *Hatteria* erkennen kann, außerdem sehr klar an G a u p p's Modell des embryonalen *Lacerta*-Schädels. Bei *Didelphys* nun liegt der von mir gefundene Rest des Processus cultriformis unter dem vorderen Teile des Basipostsphenoids derart, daß die beiden Pterygoide mit ihrer Hauptmasse durchaus oral (nach vorn zu) von denselben zu liegen kommen (Textfig. 167, p. 262), der Processus cultriformis also caudal zu der Hauptmasse der seitlich gelegenen Pterygoide. Das wäre, wenn die Pterygoide der Mammalia ditremata wirklich den Seitenteilen des Parasphenoids der Reptilien entsprächen, gerade das Gegenteil der normalen, für die Reptilienverhältnisse so charakteristischen Lagebeziehungen.



Textfig. 168. Aus einem Querschnitte durch den Kopf eines *Hatteria*-Embryos von 6 cm Länge. in der Gegend des Processus basipterygoideus (*pr. bpt.*) und Parasphenoids (*Psp*). *C. i.* = Carotis interna. *Ept* = Processus epipterygoideus Palatoquadrati. *Hy* = Hypophyse. *me* = Meniscusknorpel. *m. pt.* = Musculus pterygoideus. *n. p.* = Ramus palatinus des Nervus facialis. *p. m.* = Processus medialis ossis pterygoidei. *pr. bpt.* = Processus basipterygoideus. *Psp* = Parasphenoid. *Pt* = Pterygoid. *Trb* = Trabecula. *V. c. l.* = Vena capitis lateralis. V_1 = Ramus primus primini. *VI* = n. abducens.

Diese Tatsache ist, m. E., der G a u p p'schen Auffassung nicht günstig, jedenfalls der meinigen viel günstiger als derjenigen G a u p p s, und von meinem Standpunkte aus leichter und einfacher zu erklären als vom Standpunkte G a u p p's.

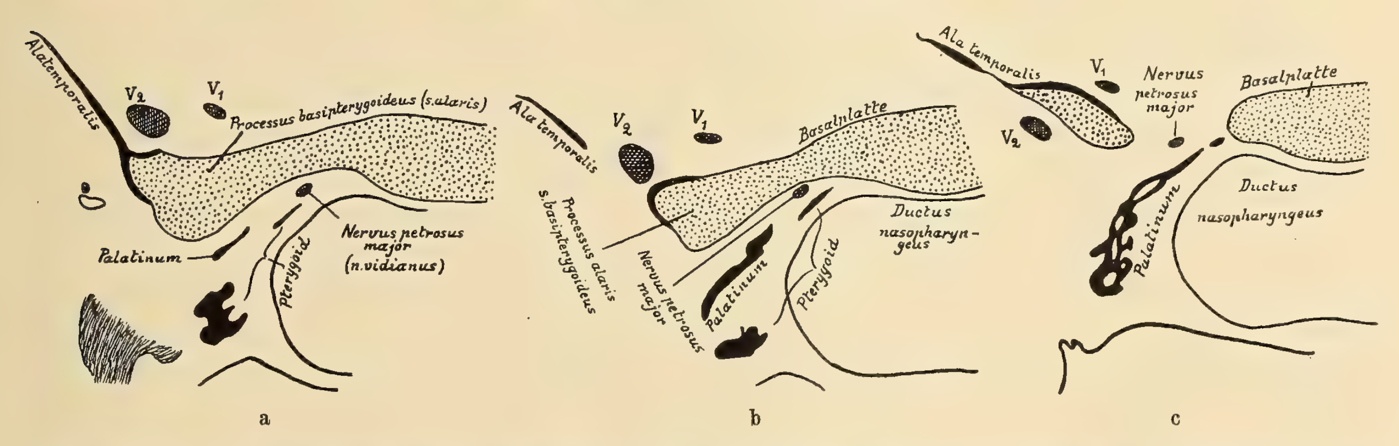
Einige meiner wesentlichsten Gründe für die Annahme, daß das Pterygoid der Mammalia ditremata wirklich ein echtes Pterygoid ist, sind also folgende: E r s t e n s und vor allen Dingen seine Lage zum Palatinum, und zwar: 1. caudal von demselben, 2. mit seinem vorderen Ende u n t e r demselben; in beiden Hinsichten stimmt es genau mit dem Pterygoid der Nonmammalia und demjenigen der Monotremata *(Echidna)* überein. — Z w e i t e n s seine Lage unter dem Processus alaris (basipterygoideus), und zwar bei j u n g e n Embryonen der *Didelphys*, also auf früher Stufe eines sehr primitiven Säugetieres, mit seiner Hauptmasse mehr lateral unter demselben, so wie ich es früher schon, in der hier in Textfig. 163 (p. 258) wiedergegebenen Figur, abgebildet habe (1910, Anat. Anz., Bd. 36, p. 48, Fig. 13); in dieser Lage und bei dieser ursprünglichen Stellung des Processus basipterygoideus (welche später dann abgeändert werden entweder durch Abwärtskrümmung oder durch Abwärtsausdehnung [oder beides zusammen] des Processus, s. Fig. 166, p. 261), entspricht es im wesentlichen durchaus dem Processus medialis des Pterygoids der in Betracht kommenden Nonmammalia, z. B. der *Hatteria*, so wie ich es ebenfalls schon früher dargestellt habe (in der eben genannten Arbeit, p. 42, Fig. 10 a) und hier nochmals wiedergebe (Fig. 168, p. 263, vergl. namentlich die rechte Seite). — D r i t t e n s der Ursprung der Pterygoidmuskulatur, des Pterygoidteiles der Kaumuskulatur, welcher in nennenswertem Teile an dem Knochen entspricht (vergl. die eben angegebenen Figuren 163 u. 166, p. 258 u. 261, von *Didelphys* mit Fig. 168, p. 263, von *Hatteria*). — V i e r t e n s die Lage zum dorsalen Teile der Mundhöhle, zum Ductus nasopharyngeus: in dieser Beziehung entspricht der Knochen durchaus dem Processus medialis des Reptilienpterygoids in seinen

Beziehungen zum dorsalen Teile der primären Muudhöhle, welcher die phylogenetische Grundlage zum Ductus nasopharyngeus der Mammalia abgegeben hat (vergl. Fig. 163, 165 u. 166, p. 258, 260 u. 261, mit Fig. 168, p. 263). — Fünftens die Beteiligung des Säugerpterygoids am Abschlusse des Cavum epiptericum auf der ventralen Seite, wie sie bei den Embryonen mancher Ditremata vorkommt (z. B. des Kaninchens); auch bei *Chelone*-Embryonen hat das gleiche statt, auf welches ich schon früher (1912, Verhandl. der anatom. Gesellsch., p. 91 und 93) vergleichsweise hingewiesen habe. — Sechstens das Verhältnis zum Nervus palatinus, indem der Knochen mit der Wurzel des Processus basipterygoideus einen Kanal für den Nerven bildet (Fig. 22 und 23, p. 133, und Fig. 165 auf p. 260); schon der Vergleich mit *Hatteria* (Textfig. 168, p. 263) ergibt hier überraschende Ähnlichkeiten mit dem Processus medialis des Nonmammalienpterygoids, indem der genannte Fortsatz sich medialwärts nahezu bis an und unter den Nerven ausdehnt (Fig. 168, p. 263); diese Ähnlichkeit wird dadurch erhöht, daß in einer meiner *Didelphys*-Serien (Embryo von knapp 3 cm Scheitelsteißlänge) von 28 Schnitten, durch welche das Pterygoid sich ausdehnt und unter dem Processus basipterygoideus liegt, in 8 Schnitten, und zwar den 8 caudalen, der Knochen soweit lateral liegt, daß er den Nerven gar nicht erreicht, sondern derselbe medialwärts vom Knochen freiliegt und unbedeckt, also nicht in einem Kanale, verläuft; das erinnert ganz an meine Abbildung von *Hatteria*. Direkte Übereinstimmung aber findet sich, wo ein Kanal vorhanden ist, mit den Verhältnissen bei vielen Schildkröten (z. B. *Emys* und *Chelone*), bei denen sich, wie ich schon früher angegeben habe, der gleiche Nervenkanal befindet (Textfig. 15, p. 122)[1]. Gerade in dieser Übereinstimmung mit den Schildkröten sehe ich, im Gegensatze zu Gaupp, ein sehr wichtiges Zeugnis für meine Ansicht; denn auf sie gerade lege ich großes Gewicht, weil ich, wie schon wiederholt gesagt, die Überzeugung gewonnen habe, daß, alles in

[1] In meiner früheren Arbeit (1910, Anatom. Anz., Bd. 36) habe ich (p. 54) angegeben, daß bei *Emys* der den Nervus palatinus beherbergende, dem gleichnamigen Kanale der Säuger verglichene Canalis pterygoideus „im wesentlichen nach vorn (oralwärts) von der Stelle des Processus basipterygoideus“ gelegen sei. Gaupp hat (1910, Anatom. Hefte, Bd. 42, p. 412) daraufhin meine Homologisierung sehr gerügt und gesagt, daß es dann falsch sei, mit mir zu sagen, der Kanal habe die gleiche Lage wie derjenige der Mammalia ditremata und sei diesem homolog. Darauf habe ich zu erwidern: zunächst habe ich hervorgehoben, daß die beiderseitigen, von mir verglichenen Nervenkanäle in der hinteren Orbitalregion liegen; sodann habe ich seinerzeit nur von *Emys*-Embryonen gesprochen, und zwar begreiflicherweise nur von denjenigen, welche mir in Serien vorlagen, im vorliegenden Falle insbesondere von dem ältesten mir damals zur Verfügung gestandenen Embryo und zugleich dem einzigen, an welchem ich den Processus basipterygoideus erkennen konnte und auch entdeckt habe. Bei diesem Embryo hatte sich der Processus medialis des Pterygoids erst in dem Bereiche des allervordersten Teiles des Processus basipterygoideus unter diesen Fortsatz medialwärts vorgeschoben (Textfig. 15, p. 122) und mit demselben einen Kanal für den Nerven gebildet, im hinteren Teile des Processus dagegen noch nicht (Textfig. 16, p. 122). Daher gab ich wahrheitsgemäß an, der Kanal läge im wesentlichen vor dem Processus basipterygoideus (ich hätte ihn gewiß gerne auch für weiter caudal gelegene Teile angegeben, wenn ich es auf Grund meiner Beobachtung hätte tun können; denn daß dies für meine Auffassung noch günstiger gewesen wäre, war mir nicht entgangen). Die Worte „im wesentlichen“ besagten aber doch eine deutliche Einschränkung und ließen klar erkennen, daß der Kanal nach meiner Beobachtung bereits im Bereiche des Processus basipterygoideus beginnen und nicht nur unter der Trabecula, sondern auch schon unter dem vorderen Abschnitte des Processus liegen mußte. Ich habe dies letztere auch abgebildet, in Fig. 19 auf p. 55 der in Rede stehenden Arbeit; allerdings muß ich zugeben, daß ich hier einen Fehler gemacht habe, und zwar in der Bezeichnungsweise, indem ich nämlich den betreffenden Knorpelskeletteilen nur die Bezeichnung Trabecula beilegte, während die Sache so ist, daß, namentlich auf der linken Seite des ein klein wenig schräg geführten Schnittes, nur der mediale Teil des gezeichneten Knorpelstückes zur Fortsetzung in die Trabecula berufen ist, während der laterale Teil bereits dem vorderen Abschnitte des Processus basipterygoideus angehört. Ich habe oben die Figur mit der verbesserten Bezeichnungsweise wiederholt (Fig. 15, p. 122). Im übrigen habe ich schon damals hervorgehoben, daß bei *Chelone*-Embryonen der Kanal sich sehr viel weiter caudalwärts erstreckt. Mittlerweile hat nun Gaupp (1910, Anatom. Hefte, p. 413) an einer jungen *Emys lutaria* (Carapaxlänge 26 mm) gefunden, daß hier ein breiter, plattenförmiger Processus basipterygoideus besteht, an dessen Ventralfläche der Nervus palatinus verläuft, „bedeckt von dem Pterygoid“, d. h. also ein Nervenkanal wohl in ganzer sagittaler Ausdehnung des Processus vorhanden ist. Kunkel (1912b) gibt an und bildet ab ganz Ähnliches für das Pterygoid, die Crista basipterygoidea und den in Rede stehenden Nerven (vergl. seine Figuren 8 und 20 und p. 752). Der Kanal besteht also bei älteren Tieren, als mir damals zur Verfügung standen, in viel größerer Ausdehnung als ich damals feststellen konnte. Dies ist aber für meine Auffassung außerordentlich günstig, nicht nur „scheinbar“, wie Gaupp (a. a. O. p. 412) meint, sondern ganz in Wirklichkeit; viel günstiger, als ich es früher je erwartet hätte. Denn m. E. kann es kein Zweifel sein, daß dieser Pterygoidkanal der *Emys*, soweit die Skeletteile in Betracht kommen, dem Pterygoidkanale der Mammalia homolog ist. Für die ontogenetische Entstehung des Kanales bei *Emys* darf man wohl aus meiner früheren Beobachtung zusammen mit denjenigen Gaupp's und Kunkel's schließen, daß sie in orocaudaler Richtung erfolgt, sowie daß sie erst relativ spät zum definitiven Zustande führt.

allem genommen, unter allen lebenden Reptilien die Testudinata es sind, welche den Säugern am nächsten stehen. Ich befinde mich da zwar im Gegensatze zu Gaupp, aber in Übereinstimmung mit Rabl, welcher, auf Grund seiner Extremitätenstudien, zu ähnlichem Schlusse gekommen ist. In seiner großen Arbeit über den Carpus und Tarsus (1910) heißt es z. B. auf p. 196: „Aber auch mit Rücksicht auf die Phalangenzahlen der Säugetiere bieten wieder die Schildkröten ein großes Interesse. Hier finden wir bekanntlich bei voller Ausbildung der Zehen stets: 2, 3, 3, 3, 3, also dieselben Zahlen wie bei den Schildkröten. Es spricht dies wieder, zusammen mit anderen Eigentümlichkeiten der Organisation, für die nahen Beziehungen der Stammformen der Schildkröten zu denen der Anomodontier und Säugetiere." — Und umgekehrt bin ich geneigt, gerade in den gegenseitigen Beziehungen des Processus basipterygoideus, Nervus palatinus und Os pterygoideum wieder einen Beweis für die Richtigkeit der Annahme naher Beziehungen zwischen Schildkröten- und Säugervorfahren zu erklicken.

Ebenso lege ich großes Gewicht auf die wenigstens sehr große Ähnlichkeit der in Rede stehenden Verhältnisse bei *Hatteria* und den Mammalia. Denn wenn auch *Hatteria* eine diapside Form ist, so ist sie doch



Textfig. 169 a—c. 3 Querschnitte durch die Gegend des Processus basipterygoideus, des Pterygoids und caudalen Teiles des Palatinums eines *Didelphys*-Embryos (spec.) von knapp 3 cm Scheitelsteißlänge. a liegt am meisten caudal; b 3 Schnitte, von je 30 μ Dicke, weiter oral als a; c 6 Schnitte, von je 30 μ Dicke, weiter oral als b. V_1 und V_2 = Ramus primus et secundus n. trigemini.

eine vielfach sehr altertümliche, tiefstehende Form, welche der gemeinsamen Wurzel der Osborn'schen Synapsiden und Diapsiden noch relativ nahe steht.

Das sind einige der wesentlichsten Gründe, welche mich zur Annahme der Homologie des Pterygoids der Mammalia ditremata mit demjenigen der Nonmammalia zwingen und also im Pterygoid der Mammalia ditremata wirklich ein Pterygoid erblicken lassen, und zwar, da es im allgemeinen ein rudimentärer Knochen ist, den Rest eines solchen, hervorgegangen namentlich aus den dem Palatinum angeschlossenen Teilen sowie dem Processus medialis, so daß also im wesentlichen der caudale, gegen das Quadratbein gerichtete Teil zurückgebildet worden ist; doch dürfte die Reduktion auch die vorderen Teile betroffen haben, immer aber so, daß die Verbindung mit dem Palatinum gewahrt blieb, und zwar in der typischen, wiederholt schon angegebenen Weise und Lagebeziehung.

Was mich nun vor allem gegen die Homologie des Pterygoids der Mammalia ditremata mit dem neuen Knochen der *Echidna* bestimmt, ist das Verhältnis zum Palatinum: nämlich daß das neue Knochenstück der *Echidna* über dem Palatinum gelegen ist, das Pterygoid der Mammalia ditremata aber, genau wie dasjenige der Nonmammalia (Schildkröten, *Hatteria*, Saurier [*Lacerta*]), mit seinem vordersten Abschnitte unter dem Palatinum (s. Textfig. 169 a—c, p. 265). Nimmt man nämlich, wie es Gaupp, bei seiner Homologisierung des neuen Knochens der *Echidna* mit dem Pterygoid der Mammalia ditremata, tun muß, an, daß bei *Echidna*, während der sekundären caudalen Verschiebung und Ausdehnung des sekundären Gaumens, der dem Pterygoid

der Mammalia ditremata gleichgesetzte Knochen jene Verschiebung nicht mitgemacht habe, so müßte, nach dem soeben angegebenen Lageverhältnis zwischen Palatinum und Pterygoideum der Mammalia ditremata, nämlich daß letzteres, mit seinem vorderen Abschnitte, unter dem Palatinum gelegen ist, sich das allein caudalwärts vorrückende Palatinum über dem in Ruhe bleibenden angenommenen Homologon des Ditrematapterygoids vorgeschoben haben, letzteres also unter das Palatinum zu liegen gekommen sein. Nun liegt aber jener neue, nach Gaupp angeblich dem Pterygoid der Ditremata entsprechende und nach ihm an seinem Platze gebliebene, die Verschiebung nicht mitgemacht habende, Knochen der *Echidna* über dem Palatinum; das wäre, m. E., wenn es sich, bei diesem Knochenstücke, wirklich um das Homologon des Pterygoids der Mammalia ditremata handelte, auf Grund des eben Gesagten, unmöglich: es müßte unter dem Palatinum liegen, nicht darüber; um so mehr, da es, soviel ich weiß, unter den Mammalia ditremata, in dem angegebenen Lageverhältnis zwischen Palatinum und Pterygoideum, keine Ausnahme gibt; mir ist wenigstens bisher keine bekannt geworden; im besonderen habe ich *Didelphys*, *Erinaceus europaeus*, *Lepus cuniculus*, *Felis domestica*, *Homo* genauer daraufhin geprüft; vor allem in Embryonalserien, und zwar dies deswegen, weil das in Rede stehende Lageverhältnis an den Embryonen, namentlich älteren, besonders klar zutage tritt. Dazu kommt noch, daß das wirkliche, als solches auch von Gaupp aufgefaßte *Echidna*-Pterygoid nun wirklich das gleiche Lageverhältnis zum Palatinum hat wie das Pterygoid der Mammalia ditremata und dasjenige der Reptilien: d. h. als Ganzes caudal von dem Palatinum und mit seinem vordersten Abschnitte unter demselben, ventral von ihm.

Bei dieser Sachlage tritt nach meiner Ansicht die von Gaupp so sehr betonte Tatsache, daß das neue Knochenstück der *Echidna* Beziehungen zum Processus alaris hat (also zu dem gleichen Stücke des Innenskelettes, zu welchem auch das Pterygoid der Mammalia ditremata in Beziehung steht), an Bedeutung ganz zurück, zumal ich mir dies, m. E. ganz ohne Schwierigkeit, erklären kann: nämlich durch die doch gewiß keine schwierige Vorstellung erfordernde Annahme, daß mit der tatsächlich erfolgten sekundären Verschiebung und Ausdehnung des Palatinums nach caudalwärts auch die Pars perpendicularis diese Verschiebung mitgemacht hat, wobei sie dann, da sie sowieso bei den Mammalia häufig nur noch wenig entfernt von dem vorderen Rande des Processus alaris (basipterygoideus) endigt, unter die Wurzel desselben zu liegen kommen mußte. Die oben erwähnte, aus Textfig. 169 a—c (p. 265) zu ersehende Tatsache, daß sich bei einem 3 cm langen *Dihelphys*-Embryo eine caudale Fortsetzung der Pars perpendicularis ossis palatini wirklich, von vornher kommend, unter den Processus alaris (basipterygoideus), und zwar ziemlich weit, caudalwärts vorschiebt und sich zwischen die Unterseite des Processus und die Oberseite des Pterygoids eindrängt, so daß also letzteres unter diesen Abschnitt der Pars perpendicularis des Palatinums, die letztere selbst aber unter den Processus basipterygoideus (alaris) zu liegen kommt, ist, ebenso wie das Verhältnis dieses Palatinumteiles zum Nervus petrosus major (Textfig. 169 a—c), meiner Auffassung gewiß äußerst günstig, und fordert, m. E., unmittelbar dazu auf, bei *Echidna* an Ähnliches zu denken[1].

Gewiß besteht auch nach meiner Ansicht ein ursprüngliches gegenseitiges Lageverhältnis zwischen den einzelnen Deckknochen und den einzelnen Teilen des Knorpelschädels, d. h. jeder Deckknochen dürfte, sobald er phylogenetisch überhaupt mit dem Innenskelette in Beziehung trat, eine ursprüngliche, primäre Anlagerungsstätte an dasselbe gehabt haben. Aber diese ursprünglichen Anlagerungsstätten der Deckknochen am

[1] Bei dieser Gelegenheit möchte ich folgendes bemerken: Ich habe früher (1910, Anatom. Anz., Bd. 36) einmal gesagt, der neue Knochen der *Echidna* träte von vornher an die Wurzel der „Ala temporalis" (nach Gaupp) heran. Gaupp hat mir dies sehr übel vermerkt, und zwar deswegen, weil er nachgewiesen habe, daß der Knochen an der Wurzel der Ala temporalis entstünde und sich von hier aus ausbreite. Dieses habe ich aber niemals bestritten, auch mit der soeben angeführten Bemerkung nicht: ich habe erstens mit dieser Ausdrucksweise die definitive Lage des Knochenstückes an der Basis des Knorpelschädels dartun wollen, und zwar anschaulich, in der Weise, daß ich mir vorstellte, als befände ich mich mit dem Leser auf einer Wanderung durch die betreffende Gegend, und zwar in orocaudaler Richtung; zweitens habe ich immer die phylogenetische Bedeutung und dementsprechend die phylogenetische Entwicklung des Knochenstückes im Auge gehabt, Gaupp dagegen, in seiner Erwiderung, die ontogenetische Entwicklung.

Innenskelette sind doch nicht immer starr und für alle Zeiten unveränderlich geblieben: die Möglichkeit zu Veränderung und Wechsel muß doch, wie überall, auch in diesen Beziehungen gegeben sein. Daher ist auch nicht immer aus einer ähnlichen oder mehr oder weniger gleichen Lage zum Knorpelskelette ohne weiteres auf die Homologie der betreffenden Deckknochen zu schließen. Es ist immer zu prüfen, ob es sich im Einzelfalle für einen gegebenen Deckknochen um die ursprüngliche Anlagerungsstätte handelt oder nicht, also um die primäre oder eine sekundäre. Dieses ist natürlich aus der Lage zum Knorpelskelette allein nicht zu entscheiden; hier müssen vielmehr noch andere Momente zu Hilfe genommen werden. So im vorliegenden Falle verfahrend, haben mich, u. a., die oben angeführten Gründe, vor allem das Verhalten zum Palatinum und zur Pterygoidmuskulatur, überzeugt, daß es sich bei dem Knochenstücke der *Echidna* in seiner Anlagerung an den Processus basipterygoideus (alaris) eben nicht um eine primäre, ursprüngliche Anlagerungsstätte handelt, daß es sich bei ihm in phylogenetischem Sinne nicht um die gleichen Beziehungen zu diesem Fortsatze handeln kann wie bei dem Pterygoid der Mammalia ditremata, und daß die gewiß vorhandene Ähnlichkeit in den Lagebeziehungen zu dem Knorpelskelette, welche ich gar nicht ableugne, nur auf einer Konvergenzerscheinung beruht, indem jener neue Knochen der *Echidna*, als ein von der Pars perpendicularis ossis palatini abgelöster und caudalwärts vorgerückter Teil, sekundär in ein Gebiet gekommen ist, welches bei den Mammalia ditremata in der Regel nur vom Pterygoid eingenommen wird (manchmal aber auch schon hier, wie z. B. bei dem erwähnten 3 cm langen *Didelphys*-Embryo, vom caudalen Teile der Pars perpendicularis ossis palatini mit beansprucht wird), während das dem Pterygoid der Ditremata entsprechende *Echidna*-Pterygoid, durch den gleichen Verschiebungsvorgang, sekundär etwas weiter caudal zu liegen gekommen ist.

Beiläufig sei hier kurz auf folgenden Punkt eingegangen: Beim *Ornithorhynchus* liegt das Pterygoid ganz lateral vom caudalen Teile des Palatinums; bei *Echidna* liegt es auch nicht rein caudal vom Gaumenbeine, sondern laterocaudal von dessen caudalem Abschnitte. Diese auffallende und merkwürdige Lage ist m. E. leicht zu erklären, und zwar wieder in Anknüpfung an den nun schon so oft erwähnten Prozeß der sekundären außerordentlichen caudalen Ausdehnung des sekundären Gaumens. Nämlich: da bei den Mammalia ditremata, wenigstens den von mir hier besonders in Betracht gezogenen Formen, also in erster Linie der tiefstehenden *Didelphys*, die Palatina, mit ihrem caudalen Endstücke, nicht nur über den Pterygoiden gelegen sind, sondern im ganzen zugleich auch etwas weiter medial als diese, was z. B. beim *Didelphys*-Embryo von 3 cm Länge leicht zu erkennen ist, so wird man leicht die Möglichkeit einsehen, daß bei einer von den Palatina ausgehenden sekundären Ausdehnung des sekundären Gaumens nach caudalwärts die Pterygoide nicht nur ebenfalls caudalwärts verschoben werden, sondern dabei zugleich auch etwas lateralwärts abgedrängt werden können. Dies ist nun bei den lebenden Monotremen in der Tat geschehen, bei *Echidna* weniger, beim *Ornithorhynchus* mehr und in ganz auffallendem Maße. Näher will ich auf diesen Punkt jetzt nicht weiter eingehen. Ich sehe aber, nach dem Gesagten, nicht nur in der weit zurückliegenden caudalen Lage der Pterygoide der lebenden Monotremen einen sekundären Zustand, sondern auch, und in erhöhtem Maße, in der auffallend weit lateralen Lage. Ich halte also in diesem Punkte die lebenden Monotremen für ganz sekundäre und umgeformte, ganz einseitig spezialisierte Formen, welche sich vom ursprünglichen Säugerausgangspunkte weit entfernt haben.

Man könnte nun noch fragen, ob denn dem von mir so betonten Lageverhältnis zum Palatinum, nämlich daß der neue Knochen der *Echidna* über dem Palatinum, das Pterygoid der Mammalia ditremata aber, mit seinem vorderen Abschnitte, unter demselben, unter dem caudalen Teile desselben, gelegen ist, wirklich eine so hohe Bedeutung, wie ich ihr beilege, zukommt, oder ob ich die Bedeutung dieses Momentes nicht überschätze. Da muß ich nun bekennen, daß mich meine vergleichenden Studien zu der Überzeugung geführt haben, daß diesem Verhältnisse eine sehr große Bedeutung zukommt. Im allgemeinen wird ja bisher bei vergleichend-anatomischen Untersuchungen über Knochen der Art der Verbindung in dem hier in Rede stehenden Sinne kaum oder nur wenig Aufmerksamkeit geschenkt, jedenfalls keine besondere Bedeutung für vergleichend-

anatomische Erwägungen und Urteile beigelegt. Wenigstens habe ich beim Studium der Literatur diesen Eindruck gewonnen. Seitdem ich nun aber, bei meinen Schädelstudien, angefangen habe, auch diesem Punkte meine Aufmerksamkeit zuzuwenden, hat sich mir, je länger, desto mehr, die Überzeugung aufgedrängt, daß hier ein sehr wesentlicher und bedeutsamer Faktor vorliegt, welcher verdient, für die vergleichend-anatomische und phylogenetische Betrachtung fruchtbar gemacht zu werden. Im zweiten Teile dieser Arbeit, in welcher ich, u. a., auf die Deckknochen und ihre Entwicklung näher einzugehen beabsichtige, werde ich diesem Punkte eingehende Beachtung schenken, indem ich die Art der Verbindung der benachbarten Deckknochen untereinander, in dem hier in Rede stehenden Sinne, d. h. in welcher Weise sich dieselben an ihren Rändern an- oder über- und untereinander lagern, genau beschreibe und das gewonnene Ergebnis, soweit es mir bei meiner derzeitigen Erfahrung möglich ist, vergleichend-anatomisch prüfe und verwerte. Ich hoffe, daß wenigstens so viel dabei herausspringt, daß man erkennen und anerkennen wird, daß hier zwar ein noch ziemlich brach liegendes, aber doch sehr fruchtbares Feld vorliegt. Ein hierher gehöriges Beispiel ist ja das in Rede stehende gegenseitige Lageverhältnis des caudalen Endabschnittes des Palatinums und des rostralen des Pterygoids: soweit meine Erfahrung reicht, habe ich dies, sofern Palatinum und Pterygoid überhaupt zueinander in nahe Beziehung treten, nie anders gefunden, als wie oben schon angegeben: daß das Pterygoid mit seinem vorderen Endstücke unter das caudale Endstück des Palatinums zu liegen kommt. Ein anderes Beispiel bietet die Schuppe des Os temporale der Mammalia ditremata, also kurz das Squamosum dieser Tiere zum Parietale: wahrscheinlich ausnahmslos legt sich das Squamosum mit seinem oberen Rande auf die Außenseite des Unterrandes des Parietale, wie es aus der menschlichen Anatomie bekannt ist; mir ist wenigstens bisher keine Ausnahme bekannt geworden. Am besten prüft man dieses Verhältnis an Serienschnitten alter Embryonen, in welchen einerseits die Knochengrenzen noch deutlich vorhanden sind, andererseits die typische Art und Weise der Aneinanderlagerung schon gegeben ist. Ich habe also die Überzeugung gewonnen, daß es auch in der gegenseitigen Verbindung der Deckknochen, auf welche ich mich zunächst beschränke, ein primäres, ursprüngliches Verhältnis der Verbindungsweise gibt. Ob dies richtig ist, müssen künftige Untersuchungen lehren. Dabei wäre auch darauf zu achten, ob und inwieweit auch hier dann, von dem etwa festzustellenden primären Zustande aus, sekundäre Abänderungen vorkommen, wie solche entstehen und in welcher Weise sie den primären Zustand beeinflussen.

Ich komme nun auf das neue, über dem Palatinum gelegene Knochenstück der *Echidna* zurück.

Will man nun, wegen der ontogenetischen Selbständigkeit dieses Knochenstückes, dasselbe nicht als Teil des Palatinums gelten lassen und anerkennen — eine Auffassung, für welche ich indessen keinen zwingenden Grund erkennen kann, und zwar angesichts der, namentlich durch van Bemmelen (1901) festgestellten Verhältnisse des Palatinums, Sphenoids und Pterygoids des erwachsenen Tieres, und ganz ähnlicher genetischer Verhältnisse des Prämaxillare des gleichen Tieres, sowie angesichts des auch sonst nicht so seltenen, sicher verbürgten Vorkommens von Zerlegung phylogenetisch einheitlicher Knochen in mehrere Stücke [eine Möglichkeit, welche, soviel ich sehe, doch auch Gaupp (1905/06) zugibt, und welche er sogar direkt für die in Rede stehende Frage, im Hinblicke auf seine Homologisierung des paarigen neuen Knochens der *Echidna* mit dem unpaarigen Parasphenoide, als notwendigerweise zu machende Annahme fordert, in 1905, Anatom. Anz., Bd. 27, p. 304] —, ich sage: wollte man das neue Knochenstück der *Echidna* nicht als (abgesprengten) Teil des Palatinums gelten lassen, dasselbe vielmehr als Parasphenoid deuten, und zwar als Rest des Crus transversum desselben — eine Homologie, welche ich schließlich als morphologisch immerhin möglich zugeben könnte, wenn ich sie auch, angesichts der relativ weit oralen Lage des betreffenden Knochenstückes der *Echidna*, nicht für sehr wahrscheinlich halte —, so kann, m. E., diese Deutung, nach den oben gegebenen Auseinandersetzungen, keinesfalls auf das Pterygoid der Mammalia ditremata ausgedehnt und übertragen werden: denn nach meinem Urteile entspricht das Pterygoid der Mammalia ditremata bestimmt nicht dem neuen Knochenstücke der *Echidna*,

sondern dem echten Pterygoide derselben, welches, gleich jenem der Ditremata, caudal vom Palatinum liegt und, mit seinem vorderen Rande, unter demselben, so wie es auch in den Reptilien im Verhältnis des Pterygoids zum Palatinum der Fall ist.

Ich hätte nun eigentlich noch auf die Verhältnisse des Palatinums und Sphenoids der erwachsenen *Echidna* einzugehen. Um nicht allzu ausführlich zu werden, beschränke ich mich auf einige Angaben van Bemmelen's und Gaupp's. — Van Bemmelen sagt (in 1901, p. 224/756) über das Palatinum im allgemeinen: „Wie bei jedem Säugetiere kann man auch bei den Monotremen am Palatinum eine horizontale oder Gaumenplatte und eine vertikale oder Orbitalplatte unterscheiden. Nur kommt bei *Echidna* und möglicherweise auch bei *Ornithorhynchus* noch ein dritter Teil hinzu, der sich hinter der Pars orbitalis, schräg dorsal- und lateralwärts erhebt und den ich in früheren Publikationen hinteres oder Temporalflügelchen des Gaumenbeines genannt habe.“ Dieses Temporalflügelchen des Gaumenbeines entsteht nach Gaupp (1908, p. 170/650) in der Membrana sphenoobturatoria, und van Bemmelen hatte schon (1901) vermutet, daß dasselbe selbständig entstünde. — Über die morphologische Bedeutung dieses Temporalflügelchens des Palatinums sagt van Bemmelen (p. 227/759): „Was nun die eigentliche Bedeutung dieses Gebildes angeht, so glaube ich, daß es wirklich als zum Keilbeine gehörig betrachtet werden muß, daß also Köstlin und Owen im Grunde recht haben. — Zwar läßt sich schwerlich bestreiten, daß es beim erwachsenen Tiere einen Teil des Palatinums bildet; denn bei der Zerlegung eines jugendlichen Schädels in seine Komponenten blieb es beiderseits mit dem Gaumenbein in Zusammenhang, und Reste einer Trennungsnaht waren an keinem Exemplare mit Sicherheit nachzuweisen. Aber, wie beim Sphenoid des näheren betont werden wird, haben wir es hier höchstwahrscheinlich mit einem selbständig ossificierenden und darauf mit dem Palatinum verwachsenden Teile des Alisphenoids zu tun.“ Van Bemmelen wäre also danach geneigt, dieses „Temporalflügelchen des Gaumenbeines“ als zum Sphenoid, insbesondere zum Alisphenoid gehörig zu betrachten.

Der neue, von Gaupp entdeckte Knochen ist, nach Gaupp (1905, Anatom. Anz., Bd. 27, p. 295, und 1908, p. 170/650), in dem ausgebildeten Sphenoidale, wie es van Bemmelen (1901) schildert, leicht wieder zu erkennen: indem er mit dem Sphenoidale verschmilzt — Gaupp fand den hintersten Abschnitt des Knochens schon embryonal dem Knorpel der Schädelbasis ganz unmittelbar, ohne trennendes Bindegewebe, anliegen; ein Zeichen beginnender Verschmelzung —, bildet er einen Teil des von van Bemmelen als Processus pterygoideus bezeichneten Keilbeinabschnittes, und zwar speziell denjenigen, welcher sich auf das Palatinum stützt. Diese topographische Beziehung zum Palatinum im erwachsenen Tiere ist, m. E., meiner Ansicht über die morphologische Bedeutung des Knochenstückes ebenso günstig wie die von Gaupp gefundene und hervorgehobene Tatsache (1905, p. 295), daß während der Genese des neuen Knochenstückes es nicht, wie in den Pterygoiden der Mammalia ditremata, zur knorpeligen Präformation gewisser Teile des Knochens kommt; eine Erscheinung der Mammalia ditremata, welche ich früher (1909, Verhandl. der anatom. Gesellsch. zu Gießen) phylogenetisch zu erklären versucht habe. — Erinnert in alledem, namentlich in seinen topographischen Beziehungen und Verhalten, das neue Knochenstück der erwachsenen *Echidna* nicht sehr an den Processus sphenoidalis der Pars perpendicularis des Palatinums des Menschen? M. E. sehr wohl. Es bliebe also nur die genetische Unabhängigkeit von den übrigen Teilen des Palatinums. Da muß ich denn eben bemerken, daß auch Gaupp, in anderen Fällen, die Meinung vertritt, daß ein phylogenetisch einheitlicher Knochen, insbesondere Deckknochen, ausnahmsweise ontogenetisch auch einmal von mehreren Ossificationszentren aus entstehen kann, die in anderen Formen nicht auftreten: so, im Anschlusse an die Angaben E. Fischer's (1901), der hintere, gegen das Squamosum gerichtete Abschnitt des Jugale von *Talpa*, welcher bei dem von Fischer modellierten Embryo durch mehrere kleine Knochenstückchen, den Vorläufern des hinteren Abschnittes des später einheitlichen Knochens, vertreten war. Und daß solche genetisch selbständig gewordene Knochenzentren eines ursprünglich, d. h. phylogenetisch, einheitlichen Knochens auch dauernd selbständig bleiben,

und dann als selbständige Knochen ihre eigenen Wege gehen können, beweisen, u. a., z. B. die zahlreichen Fälle von Os parietale bipartitum in dem Menschen, den Affen und anderen Mammalien; eine Erscheinung, bezüglich derer ich besonders auf die Arbeiten Schwalbe's (1903) und Bolk's (1912) verweise, in welchen man, neben einem großen Materiale, auch die Literatur vorfindet. Auch sei noch kurz des Artikels von van Deinse (1912) gedacht.

Es wäre jetzt noch kurz einer, auch von Gaupp (1910) erörterten und, wenigstens größtenteils, gegen mich verwerteten Frage zu gedenken, nämlich folgender: wie konnte das Pterygoid bei den Mammalia ditremata auf die Unterseite des Processus basipterygoideus (alaris) gelangen? Nebenbei bemerkt: Es ist nicht ganz korrekt, wenn man sagt, das Pterygoid der Mammalia ditremata läge unter der „neuralen Schädelbasis"; es liegt, ursprünglich wenigstens, d. h. bei jungen Embryonen tiefstehender Formen, z. B. *Didelphys*, nur auf der Unterseite des Processus basipterygoideus (alaris), also eines seitlichen Fortsatzes der neuralen Schädelbasis (s. Textfig. 163, p. 258).

M. E. ist die soeben gestellte Frage sehr leicht zu beantworten und ich kann nicht verstehen, warum Gaupp hier besondere Schwierigkeiten als gegeben erachtet (1910). Meine Ansicht ist folgende.

Auch ich bin natürlich der Meinung, und halte dieselbe mit Bestimmtheit für als richtig erwiesen, daß das Pterygoid ursprünglich ein Deckknochen des Palatoquadratums gewesen ist. Aber schon sehr frühzeitig hat es in der Reihe der Quadrupeden noch andere Beziehungen zum Knorpelskelette, d. h. zu anderen Teilen desselben, erlangt. Und in der Reihe der Amnioten schickt es schon bei sehr alten, jedenfalls sehr tiefstehenden Formen, wie *Hatteria* und Schildkröten, einen Fortsatz, von mir Processus medialis genannt, auf die Unterseite des Processus basipterygoideus (s. Textfig. 15 und 16, p. 122, und Textfig. 168, p. 263). Dieser Fortsatz hat nach meiner Ansicht doch wohl irgend etwas mit dem Processus medialis des Pterygoids der Amphibien, insbesondere der Stegocephalen, zu tun. Die Frage, ob dieser Fortsatz etwas Ursprüngliches oder Sekundäres in der Quadrupedenreihe ist, kann hier ganz unberücksichtigt bleiben: selbst wenn man ihn als etwas Sekundäres betrachtet, so ist er doch jedenfalls schon sehr alt und eben schon bei Reptilien (und Amphibien) gegeben. Besonders sei noch hervorgehoben, daß derselbe, in den ersten Andeutungen, auch bei Sauriern, also typischen Streptostylica, vorkommt: so bei *Uromastix acanthinurus*, bei welchem ich dieses am macerierten Schädel feststelle. — Zweifellos muß, wenn das Pterygoid der Mammalia ditremata wirklich ein Pterygoid ist, hier, d. h. in dem durch diesen Fortsatz gegebenen Verhalten des Pterygoids zum Processus basipterygoideus, die Anknüpfung für die Säuger gesucht werden, wie ich dies schon früher (1909, Arch. f. Anat., Suppl., und 1910, Anat. Anz., Bd. 36) getan habe und dann von Gaupp (1910, Anatom. Hefte) anerkannt worden ist.

Es kommt nun aber zu dieser Frage, als die Beantwortung derselben beeinflussend, noch die weitere hinzu, von was für Formen, oder sagen wir gleich, da ich auf dem Standpunkte der Reptilabstammung der Säugetiere stehe, von was für Reptilformen die Säugetiere abzuleiten sind. Gaupp hat (1910, Anatom. Hefte) gerade diese Frage mithereingezogen. Er selbst leitet die Säuger von typischen Streptostylica ab, weil er den Incus der Säuger für das ganze Quadratbein hält und außerdem der Incus beweglich ist. Ich denke darüber ganz anders, auch selbst dann, wenn ich anerkennen könnte, daß, wie es die Reichert'sche Lehre besagt, der Incus wirklich das ganze Quadratum wäre. Ja, ich stelle mich jetzt hier einmal auf diesen Standpunkt, mache also das Zugeständnis und nehme an, der Incus sei das ganze Quadratbein: so ist daraus und aus der Beweglichkeit des Ambosses doch nicht zu schließen, daß die Vorfahren der Säuger Streptostylica gewesen seien; und auch die Säuger selbst dürfen nicht als streptostyle Formen bezeichnet werden. Unter den lebenden Sauropsiden, überhaupt Formen, lasse ich nur die Saurier, Schlangen und Vögel als Streptostylica gelten. Alle anderen habe ich, gleich den Amphibien, früher monimostyl genannt, weil ich mich in der Bezeichnungsweise eng an Stannius angeschlossen hatte. Ich habe nun oben schon gesagt, daß ich dies letztere jetzt, im Anschlusse an Versluys, nicht mehr für gut halte, und trenne jetzt von diesen früheren Monimostylica alle

diejenigen Formen, welche zwar keine typischen Streptostylica sind, aber doch Bewegungen in ihrem Schädel erkennen lassen, ab als Formen mit kinetischem Schädel. Diese kinetische Form halte ich für ursprünglich, wie ich mich früher ja auch schon dahin ausgesprochen hatte, daß das Palatoquadratum primär beweglich gewesen sei (s. oben, p. 125/126 u. folg.). Von diesem kinetischen Typus ging der Weg einmal zu den typischen Monimostylica, zweitens zu den typischen Streptostylica. Die beiden letzteren sind also sekundäre Formen.

Aus der Beweglichkeit des Ambosses kann nun, selbst unter der Annahme der Quadratum-Incushomologie, m. E., nur geschlossen werden, daß in der Vorfahrenreihe der Säuger Formen gewesen sein müssen mit kinetischem Schädeltypus, aber doch wohl nicht, daß die Vorfahren bereits typische Streptostylica gewesen seien. Die große Ähnlichkeit mit dem Schädel der Schildkröten und Cynodontia, vor allem die Jochbogenverhältnisse, der Gaumen etc., verbieten das letztere. Zudem müssen ja auch die näheren oder entfernteren Vorfahren der Schildkröten und diejenigen der Cynodontia einen kinetischen Schädel besessen haben; und hier liegt wieder eine Ähnlichkeit mit den Säugern vor. Im Hinblicke auf die Cynodontenverhältnisse sei darauf hingewiesen, daß die primitivsten unter den bisher bekannten Theromoren, die Pelycosaurier, wenigstens noch z. T. einen metakinetischen Schädel (nach Versluys, 1912, p. 660) hatten. Diese Tatsache ist auch für die Phylogenese der Mammalia, welche doch wohl sicher nahe genetische Beziehungen zu den Theromoren, insbesondere auch den Cynodonten, haben, von großer Bedeutung. — Andererseits dürfen die heutigen Mammalia, trotz der Beweglichkeit des Incus, also des Quadratbeines, nicht als streptostyl bezeichnet werden; man darf nur von einem Reste der ursprünglichen kinetischen Beschaffenheit des Schädels sprechen. Denn für die typischen Reptilia Streptostylica ist charakteristisch, daß das Quadratbein nicht nur beweglich am Schädel festgeheftet ist, sondern sekundär bewegt wird, durch Zug am Pterygoid und dadurch bedingte Bewegungen dieses Knochens, welche, vermittelst der Quadratum-Pterygoidverbindung, auf das Quatratbein sekundär übertragen werden; daß die Bewegungen in einem Basipterygoidgelenke (zwischen Processus basipterygoideus und Pterygoid) vor sich gehen; endlich daß dieselben durch die Schädelpterygoidmuskulatur bewirkt werden. Alles das ist bei den Mammalia anders: ein Basipterygoidgelenk ist nicht vorhanden (vielleicht wird man sagen müssen: nicht mehr); die Schädelpterygoidmuskulatur ist in ganz andere Verwendung übergegangen (nach Cords, 1910, wäre ihr Rest im Tensor veli palatini zu suchen), und die Bewegungen des Incus werden nicht durch diese Muskulatur hervorgerufen und nicht durch das Pterygoid vermittelt, sondern entstehen auf ganz andere Weise: erstens durch Bewegungen des Trommelfelles, infolge des Widerpralles von Luftschwingungen, welche durch den Hammer sekundär auf den Amboß übertragen werden; zweitens durch Bewegungen, welche die Musculi stapedius und tensor tympani am Steigbügel und Hammer verursachen, und die dann ebenfalls erst sekundär auf den Amboß übertragen werden müssen, falls er mitschwingen soll. Näher ist hier nicht auf die Art der tatsächlichen Bewegungen einzugehen; jedenfalls hat diese Art der Bewegungen, welche den Amboß aus seiner Ruhe bringen, nichts zu tun mit der Bewegungsart des Quadratbeines der streptostylen Reptilformen. Daher dürfen die Mammalia schon aus diesem Grunde, trotz der Beweglichkeit des Incus, nicht als streptostyle Formen bezeichnet werden; und selbst wenn man sie von typischen Streptostylica ableiten wollte, so wäre, angesichts der außerordentlichen Umbildungen, welche dann stattgefunden haben müßten, und des so ganz verschiedenen Endresultats, diese Bezeichnung für die Mammalia heute doch nicht mehr richtig und vor allem nicht zweckmäßig. Andererseits aber liegt, nach den tatsächlichen Verhältnissen, m. E., gar kein Grund vor, die Mammalia von typischen streptostylen Formen abzuleiten: Alles, was man sagen kann, ist das, daß der Schädel der Mammalia in letzter Linie auf einen kinetischen Schädel, im Sinne von Versluys, zurückgeht; und damit kommt man auch vollständig aus bei der Erklärung der tatsächlich gegebenen Verhältnisse; eine typische streptostyle Form braucht man in der Aszendentenreihe der Mammalia nicht anzunehmen, und m. E. spricht, wie schon gesagt, manches direkt gegen eine solche Annahme; namentlich die ganze Konsolidation des Säugerschädels, welche, im Verein mit vielen anderen Merkmalen, darauf hinweist, daß die Säuger derjenigen Linie entstammen, aus welcher auch

die Schildkröten und Theromorphen, unter diesen insbesondere die Anomodontia und Cynodontia, hervorgegangen sind, Formen, deren Schädel ja auch auf einen kinetischen, aber nicht typisch streptostylen Ausgangspunkt (unter den Therapsiden denke man nur an die Pelycosaurier mit ihrem kinetischen Schädel) hinweist. Hier darf wohl auch an eine Beobachtung Drüner's (1904) erinnert werden. Drüner hat für den Amboß eines Mausembryos vom 15. Tage „zwei Verbindungen mit der Labyrinthwand" nachgewiesen. p. 261 seiner Arbeit heißt es: „Am Amboß ist das Crus breve und das Crus longum zu sehen, von denen das Crus breve breit in einer Grube der vorknorpeligen Labyrinthkapsel befestigt ist...." Ferner: „Auch das Crus longum hat einen lateral ansteigenden Fortsatz, welcher da der Labyrinthwand anliegt, wo der Processus styloides mit ihr zusammenhängt, und auch mit diesem in kontinuierlichem Zusammenhange steht." Und p. 262: „Die zweite Verbindung, die das Crus longum mit der Labyrinthwand hat, löst sich später, und dadurch wird das Crus longum erst frei." Muß man bei diesen Beobachtungen und Worten Drüner's nicht unwillkürlich an die Anlage einer primordialen Monimostylie denken? Ohne eine solche behaupten zu wollen, darf man doch wohl sagen, daß diese Beobachtungen jedenfalls nicht für eine einstmals vorhanden gewesene typische Streptostylie zeugen. — Ich darf hier auch daran erinnern, was ich selbst (1905, Arch. f. Anat., Suppl.) über die Verbindung und Befestigung des Crus breve incudis bei Kaninchenembryonen beobachtet und mitgeteilt habe (p. 131—132, und p. 162—163). Ebenso an Broman's Darstellung vom Menschen (1899).

Auch darf ich in diesem Zusammenhange wohl noch an folgende bekannte Tatsache erinnern. Bei denjenigen Repräsentanten der lebenden Streptostylica, welche zweifellos die primitivsten dieses Formenkreises sind und, bei einer vergleichenden Abschätzung der Säugerverhältnisse, in erster Linie für die Vergleichung in Betracht kommen, den Lacertiliern unter den Lepidosauriern, geschieht, bei typischer Ausprägung der Verhältnisse, die Befestigung des Quadratbeines am Processus paroticus des primordialen Neuralschädels bekanntlich so, daß sich zwischen den beiden Knochen das dorsale Ende der Hyoidbogenspange, insbesondere des Processus dorsalis derselben, als Intercalare (Versluys) einschiebt, dem Processus paroticus sich fest anlegend, mit dem Quadratbeine dagegen sich diarthrotisch verbindend. Versluys spricht daher (1912, p. 570 u. 571) hier direkt von „Hyostylie", hält dies für einen durchaus primitiven und sehr alten, wenn auch modifizierten Zustand, welcher, nach seiner Ansicht, „kaum anders woher als von den Fischen übernommen sein kann" (p. 571). — Bei den Mammalia ist von einer solchen Suspensionsart des Incus nichts bekannt; das Crus breve incudis legt sich, ohne Dazwischentreten eines Teiles der Hyoidbogenspange, unmittelbar an die Ohrkapsel an, beim Kaninchen, nach Voit (1909, p. 498), in der zwischen Crista facialis und Tegmen tympani gelegenen Fossa incudis. Es bestehen hier also bei den Mammalia doch wesentlich andere Verhältnisse als bei den genannten typischen Repräsentanten der reptilischen Streptostylica. — Dagegen ist zu bemerken, daß bei den Mammalia der Amboß in gleicher Weise sich von der Bedeckung durch das Squamosum befreit hat wie bei den typischen Streptostylica das Quadratum, d. h. seine Außenfläche ist nicht mehr mit dem Deckknochen verbunden, wie es zweifellos dem primitiven Zustande entspricht (vergl. Gadow's, 1902, p. 359, und meine Ausführungen, 1909, Anat. Anz., Bd. 35, p. 153 ff., auch diejenigen Versluys' [1912, p. 552] darüber). Doch braucht man nicht aus diesem Punkte zu folgern, daß die Mammalienvorfahren bereits typische Streptostylica gewesen seien. — Bei den Vögeln besteht ein typisches Gelenk zwischen Quadratbein und Squamosum; die Suspension des Quadratbeines ist hier also auch anders als diejenige des Incus der Mammalia.

Schließlich sei noch folgendes bemerkt: die Tatsache, daß die Mammalia in letzter Linie von Formen mit kinetischem Schädel abzuleiten sind, widerspricht durchaus nicht der Ableitung aus der Gruppe der Theromoren, insbesondere nicht der Ableitung aus der Untergruppe der Therapsiden (Broom, 1910). Die heute bekannten Cynodonten zwar haben keinen kinetischen Schädel mehr gehabt (Versluys, 1912); ebenso auch die Anomodontia und Therocephalia nicht mehr (Versluys, 1912). Aber der primitivste bekannte Zweig der Therapsiden, die Pelycosaurier, hatten noch einen kinetischen Schädel, und zwar des metakinetischen Typus

(Versluys, 1912, p. 660—668). Damit ist nicht gesagt, daß die bis jetzt bekannten Formen der Pelycosaurier die direkten Stammformen der Therocephalia, Anomodontia, Cynodontia und Mammalia gewesen seien oder solche enthielten. Es soll damit nur allgemein morphologisch dargetan sein, daß auch die phylogenetischen Betrachtungen und Erwägungen in der angedeuteten Richtung im allgemeinen nicht auf unüberwindliche Schwierigkeiten stoßen. — Bei den Vorfahren der Säuger muß nun die kinetische Beschaffenheit des Schädels, welche natürlich durch typische Anordnung der Schädelpterygoidmuskulatur, durch Anwesenheit des ja heute noch vorhandenen Processus basipterygoideus und höchstwahrscheinlich auch von Basipterygoidgelenken, ebenso von einer dorsal gelegenen Biegungslinie gekennzeichnet gewesen war, bis auf geringe Reste, welche in der Beweglichkeit des Ambosses gegeben sind, aufgehoben worden sein; denn es fehlt ja bei den Säugern das Basipterygoidgelenk, das Pterygoid geht nicht mehr ans Quadratum (Incus), die ursprüngliche, gerade im Dienste der Bewegungen des Quadratbeines stehende Verbindung dieser beiden Knochen fehlt (ja, nach Gaupp fehlte das Pterygoid den Ditremata überhaupt ganz), und die Schädelpterygoidmuskulatur wäre, die Homologisierung von Cords als richtig angenommen (eine andere, mir wahrscheinlichere Auffassung [Kostanecki, 1891] faßt den Tensor veli palatini mit dem Tensor tympani, und damit mit der Pterygomandibularmuskulatur zusammen[1]; in welchem Falle die Schädelpterygoidmuskulatur bei den Mammalia ganz fehlen würde), in ganz andere Anordnung und Verwendung übergegangen. — Es wurden also bei den Vorfahren der Mammalia alle Faktoren der kinetischen Beschaffenheit des Schädels aufgelöst und aufgehoben, oder wenigstens umgruppiert, und nur dem Incus blieb ein Rest der Bewegungsmöglichkeit erhalten, aber zugleich unter ganz neue Bedingungen gestellt und auf ganz andere Weise die Bewegungen erzeugend. Auf alle Fälle wurde im Bereiche des Processus basipterygoideus jede Bewegungsmöglichkeit, durch völlige Auflösung des Gelenkes, Verlagerung der Muskulatur, Trennung vom Quadratbein, genommen und völlige Ruhe erreicht. Ganz Ähnliches hat bei den Schildkröten stattgefunden. Und es besteht hier, m. E., kein irgendwie tiefgreifender Unterschied zwischen Testudinata und Mammalia: denn wenn auch bei vielen Testudinata der Processus basipterygoideus ganz der Reduktion verfallen sein mag, was in seinem Umfange immerhin, durch Untersuchungen an Embryonen, noch festzustellen wäre, bei den Säugern aber als Processus alaris erhalten bleibt, so ist doch daran zu erinnern, daß auch bei manchen Schildkröten heute noch deutlich ausgeprägte Processus basipterygoidei vorkommen, und daß der Processus alaris der Mammalia sehr häufig doch auch gerade keine besonders starke Entfaltung aufzuweisen hat. Nachdem nun so, bei den Vorfahren der Mammalia, im Bereiche des Processus basipterygoideus und des hier ehemals wahrscheinlich vorhanden gewesenen Basipterygoidgelenkes, völlige Ruhe eingetreten war, konnte sich das Pterygoid, ähnlich wie es schon bei *Hatteria* und Schildkröten geschieht (s. Textfig. 15 und 16, p. 122, und 168, p. 263), weiter medialwärts ausbreiten und unter dem Processus basipterygoideus vorschieben (Textfig. 163, p. 258, und 22 und 23, p. 133), während zugleich namentlich der caudale, gegen das Quadratbein gerichtete Teil eine Reduktion erfuhr. Vielleicht ist sogar diese medialwärts gerichtete Ausbreitung des Pterygoids, sobald sie einen gewissen Grad erreicht hatte, mit eine Ursache gewesen für die Aufhebung der Bewegungsmöglichkeit im etwa vorhanden gewesenen Basipterygoidgelenk. Weiterhin trat dann, mit der Ausbildung des Ductus nasopharyngeus und einer stärkeren Abwärtsbiegung des Processus basipterygoideus (alaris), eine Stellungsänderung hinzu, welche das Pterygoid in eine der senkrechten mehr genäherte Lage brachte (Textfig. 166, p. 261). — Für die Abwärtsbiegung des Processus basipterygoideus und den Einfluß derselben auf die Stellung des Pterygoids kann angeführt werden, daß bei jungen *Didelphys*-Embryonen ($1\frac{1}{2}$—$1\frac{3}{4}$ cm Schstlg) der Processus basipterygoideus (alaris), wenn auch nicht ganz horizontal, so doch der Horizontalen sehr genähert steht (Textfig. 163, p. 258), während er sich später (bei Embryonen von etwa 3 cm Scheitelsteißlänge an) stark abwärts krümmt (Textfig. 166, p. 261), wie ich das früher schon abgebildet habe, 1910, Anat. Anz., Bd. 36, p. 48). Und für die ehemals erfolgte medialwärts gerichtete Ausbreitung des Pterygoids kann die von mir gemachte

[1] Nachtrag: Auch Gaupp scheint dieser Ansicht geneigter zu sein als derjenigen Cords', 1912/13, p. 138.

Beobachtung (1910, p. 49, a. a. O.) angeführt werden, daß beim jüngeren *Didelphys*-Embryo das Pterygoid unter der Schädelbasis weniger weit medialwärts vorragt als beim älteren, also heute noch ontogenetisch ein gewisses Maß Ausdehnung desselben nach medialwärts erfolgt.

Man könnte für den hier angenommenen Vorgang sogar eine morphologische (nicht phylogenetische) Reihe unter den noch jetzt lebenden Amnioten aufstellen; und zwar folgende: *Hatteria*, Schildkröten (insbesondere *Emys*), Mammalia ditremata (insbesondere *Didelphys*). *Hatteria* hat bei älteren Embryonen (von 6 cm Scheitelsteißlänge) noch ein Basipterygoidgelenk, sogar mit knorpeligem Discus articularis; daneben zugleich schon den Processus medialis ossis pterygoidei auf der Unterseite des Processus basipterygoideus (Fig. 168, p. 263), zum Beweise, daß das Vorhandensein dieses Fortsatzes des Pterygoids sich sehr wohl mit der Anwesenheit des Gelenkes verträgt und beide gleichzeitig, nebeneinander vorkommen können (und daher auch bei den Vorfahren der Mammalia konnten). *Emys* (Textfig. 16, p. 122) hat wohl nie mehr ein Basipterygoidgelenk, aber noch den knorpeligen Discus (Discusrest) und einen Processus basipterygoideus; dazu einen stärker als bei *Hatteria* entwickelten Processus medialis ossis pterygoidei auf der Unterseite des letzteren. Bei den Mammalia ditremata fehlt das Basipterygoidgelenk ebenfalls, und zwar stets und vollständig; auch der Discus ist noch nicht nachgewiesen; aber der Processus basipterygoideus ist, als Processus alaris, gut entwickelt und bildet, zusammen mit dem auch bei *Hatteria* und den Schildkröten vorhandenen Epipterygoid, die Ala temporalis, oder eigentlich die Ala magna des Keilbeins (nach der Nomenklatur der menschlichen Anatomie). Das Pterygoid hat sich, bei typischer Lagerung, im wesentlichen ganz auf die Unterseite des Processus basipterygoideus (alaris) zurückgezogen.

So muß ich also gestehen, daß ich keine Schwierigkeiten erblicken kann für die Ableitung des Pterygoids der Mammalia ditremata von demjenigen der Nonmammalia, und auch nicht für die Frage, wie dasselbe unter den Processus basipterygoideus (alaris) gelangen konnte; für beides selbst dann nicht, wenn man die Mammalia sogar von typischen Streptostylica, nach Art der Saurier, ableiten wollte. *Hatteria* zeigt uns ja, wie das Basipterygoidgelenk außer Funktion gesetzt werden kann, ob man nun ihre Vorfahren als Streptostylica oder, wie ich es tue, als einfachere Formen mit bloß kinetischem Schädel betrachtet, und zwar mit metakinetischem (nach Versluys, 1912, p. 622). — Ich halte nach allem Gesagten das Pterygoid der Mammalia ditremata mit Bestimmtheit für ein echtes Pterygoid, kein Parasphenoid, homolog dem Monotremenpterygoid und demjenigen der Nonmammalia.

Schließlich bemerke ich noch folgendes: Ich bin zu meiner, Gaupp entgegengesetzten Ansicht nicht etwa gekommen, weil ich die Sache nicht ernst genommen habe oder mich nicht genügend unterrichtet hätte, wie der Leser aus der Polemik Gaupp's gegen mich (1910, Anatom. Hefte, 42. Band) schließen muß, sondern nur nach reiflicher Überlegung und Betrachtung des Problems von allen Seiten. Und weil es mir ernst damit gewesen ist und ich die persönliche Beruhigung habe, es ernst genommen zu haben, deswegen habe ich auch jetzt nichts zurückzunehmen von meiner Auffassung, und die Richtigkeit meiner Auffassung ist mir Herzensüberzeugung geworden; ich zweifle daher auch nicht im geringsten, daß sich meine Ansicht schließlich durchsetzen wird, nämlich dann, wenn der Tag kommt, da unsere Auffassungen nicht einfach hingenommen, sondern kritisch nachgeprüft werden. — Im übrigen werde ich im zweiten Teile dieser Arbeit, bei der Besprechung der Deckknochen, ihrer Entwicklung und Homologieen, die Gelegenheit ergreifen, auf diese Frage nochmals eingehend zurückzukommen und besonders die neueren Einwände Gaupp's gegen meine Auffassung, wie sie in „Anatom. Hefte, 1910, Bd. 42" niedergelegt sind, zu besprechen; weshalb ich heute auf Einzelheiten nicht eingehe.

Nur noch eines sei bemerkt. Das Palatinum ist ursprünglich doch auch ein Belegknochen des Palatoquadratums, insbesondere der Pterygopalatinspange desselben. Aber auch dieses hat ja doch die engsten Beziehungen zur neuralen Schädelbasis erlangt, ganz besonders aber in der Reihe der Mammalia ditremata. Beziehungen bestehen zum Palatoquadratum überhaupt nur dann noch, wenn man, wie oben geschehen, die Ala temporalis dem Epipterygoid gleichsetzt; aber auch dann sind diese Beziehungen nur noch ganz geringer Natur.

Auch dieses zeugt für die weite Entfernung der Säuger vom Ausgangspunkte und wirft m. E. ein Licht auf das ähnliche Verhalten des Pterygoids[1].

c) Einige Bemerkungen über die Beziehungen zwischen Nervenverlauf und Skeletteilen. Ich habe oben, in dem gegensätzlichen Verhalten des Verlaufes des zweiten Trigeminusastes zum aufsteigenden Teile der embryonalen knorpeligen Ala temporalis der *Didelphis* einerseits und der übrigen Mammalia ditremata andererseits, meinen früheren Beispielen ein neues hinzugefügt zur Erhärtung der von mir wiederholt (z. B. 1906, Arch. f. Anat., Suppl., und 1909, ebenda, Suppl., Anat. Anz. 1910, Bd. 37, p. 473—496) hervorgehobenen Tatsache, daß das gegenseitige Lageverhältnis zwischen dem Verlauf eines bestimmten Nerven und einem bestimmten Skelettstücke, und zwar nicht nur des Außen-, sondern auch des Innenskelettes, in der Vertebratenreihe wechseln kann, also nicht immer konstant bleibt. In dem oben angeführten Falle betrifft dies ein Stück des Innen- oder Primordialskelettes; und beweist also, daß auch die Beziehungen eines Nervenverlaufes zu diesem nicht immer konstant sind; wie ich das ja auch stets behauptet habe.

Ich würde auf diese Frage und Sache hier gar nicht mehr zurückgekommen sein, wenn ich nicht auch über sie in wissenschaftlichen Meinungskampf verwickelt worden wäre.

Zunächst darf ich feststellen, daß meine Ansichten in dieser Frage im allgemeinen gewiß nicht von denjenigen abweichen, welche Gaupp (1911, Anatom. Anz.) in der Arbeit über den Trochlearis der Urodelen und die Austrittsstellen der Gehirnnerven aus dem Schädelraume, im Anschlusse an frühere Arbeiten von sich, als die seinigen zusammengefaßt und dargetan hat.

Gaupp teilt in dieser Arbeit bekanntlich die Austrittstellen der Gehirnnerven ein in solche erster Ordnung, das sind diejenigen, welche durch die Wand des primären Cavum cranii, d. h. des Cavum ursprünglicher Ausdehnung, hindurchführen, und solche zweiter Ordnung, das sind diejenigen, welche durch die Wand sekundär zum Cavum cranii primarium hinzugekommener Nebenräume geleiten. Indem Gaupp diese Austrittsstellen für die einzelnen Nerven durch die Vertebratenreihe hindurch bespricht, zeigt er zugleich, daß das Verhalten der Nerven zu den Skeletteilen durchaus nicht immer konstant ist; und zwar betrifft dies auch nach ihm nicht nur die Deckknochen, sondern auch die Teile des Primordialskeletes; wenngleich das Verhältnis zu den letzteren im allgemeinen dem Wechsel und Veränderungen weniger unterworfen ist als dasjenige zu den Deckknochen. Trotz dieser Veränderungen in den gegenseitigen Beziehungen ist für ein wirkliches Verständnis des Skelettes die Mitberücksichtigung jenes gegenseitigen Verhältnisses schlechterdings notwendig. Eine allgemeingültige Formel über den Wert jenes Verhältnisses für vergleichend-morphologische Erwägungen läßt sich nicht geben; es ist von Fall zu Fall zu entscheiden; es heißt: „nicht überschätzen und nicht unterschätzen, sondern in jedem Einzelfalle abschätzen."

Mit dieser Auffassung Gaupps kann ich mich wohl einverstanden erklären, und ich glaube auch, in meinen früheren Arbeiten gegen den zuletzt angeführten Grundsatz Gaupp's nicht verstoßen zu haben.

---

[1] Nachtrag: Ganz neuerdings (1913, Verhandl. der anatom. Gesellsch. zu Greifswald) hat Lubosch, auf Grund seiner Befunde, daß in den Urodelen die Ursprünge der Musculi pterygoidei ohne Beziehung zum Pterygoid sind, vielmehr, namentlich in *Siren*, vom Parasphenoid und Orbitosphenoid ausgehen, eine Übereinstimmung zwischen den Urodelen und Mammalia in diesem Punkte feststellen zu können geglaubt, und die Meinung ausgesprochen, diese Befunde an den Urodelen lieferten eine Stütze für Gaupp's Ansicht, daß die mediale Lamelle des Processus pterygoides der Mammalia, an welchem ja auch ein Teil der Pterygoidmuskulatur entspringt, ein Rest des Parasphenoids sei, kein Pterygoid (p. 75 und Fußnote 1 auf p. 75). Ich halte diesen Schluß nicht für berechtigt: da die Mammalia, als Amnioten, zweifellos von Reptilien abstammen — ich kann mir nicht denken, daß eine Einrichtung wie das Amnion, mit allen seinen Begleiterscheinungen, und mit den auffallenden Übereinstimmungen im wesentlichen dieser Einrichtung in allen Amnioten, in den Amnioten bezw. Protamnioten, mehrere Male selbständig sollte erworben worden sein —, bei den Reptilien aber die betreffende Muskulatur am Pterygoid entspringt, so wird man, bei der Beurteilung einer speziellen Säugereinrichtung, namentlich einer wie der vorliegenden, in erster Linie die Reptilverhältnisse zugrunde legen müssen. Nur wenn aus anderen Gründen schon die Homologie des Säugerpterygoids mit dem Parasphenoid genügend feststünde, würden Lubosch's Befunde an den Urodelen eine erwünschte Ergänzung der übrigen Begründung und eine Stütze derselben liefern. Da dies nicht der Fall ist (wie oben gezeigt), so liefert vor allem die auch von Lubosch bestätigte Tatsache, daß in den Formen, welche im System den Säugern am nächsten stehen, also den Reptilien, die Pterygoidmuskulatur am Pterygoid entspringt, eine Stütze für meine Ansicht, daß das Pterygoid der Mammalia, an welchem ebenfalls ein Teil der Pterygoidmuskulatur entspringt, wirklich ein Pterygoid ist, kein Parasphenoid. Legt man hier auf das Verhalten der Muskulatur überhaupt Gewicht (an und für sich könnte man ja sagen, daß dasselbe im vorliegenden Falle, da die betreffende Muskulatur in den Urodelen nicht am Pterygoid, sondern Parasphenoid, in den Reptilien aber am Pterygoid entspringt, weder für die eine noch die andere Auffassung, also weder für Gaupp, noch für mich, spräche; im vorliegenden Falle also ohne beweisende Bedeutung sei), so kommt, m. E., in dem vorliegenden Falle, da es sich um Erklärung einer Säuger-, also Amnioteneinrichtung handelt, dem Verhalten der Muskulatur in den Reptilien der Vorrang und die höhere Bedeutung für die vergleichende Verwertung und Abwägung zu; auch wenn es richtig sein sollte, was Lubosch (p. 73) sagt, daß der Ursprung der Pterygoidmuskulatur am Pterygoid „unter keinen Umständen als ein primitiver zu bezeichnen" sei. Ich kann also nicht finden, daß durch Lubosch's Befunde an den Urodelen Gaupp's Ansicht gestützt wird.

Wenn ich trotzdem in dieser Frage hier und da mich einmal gegen Gaupp gewendet habe, so geschah dies gewiß nicht, um Gaupp, wie er meint (1911, Anatom. Anz., Bd. 38, Fußnote 1), „als einen über das Verhältnis von Nerven und Skeletteilen durchaus mangelhaft Unterrichteten“ hinzustellen. Wer die Worte, welche meine erste gegnerische Auseinandersetzung mit Gaupp einleiten (1906, Arch. f. Anatom., Suppl., p. 62), liest, wird gewiß nicht zu der hier von Gaupp ausgesprochenen Überzeugung kommen. Jene Worte der Anerkennung, wenn ich so zu sagen mir erlauben darf, waren nicht etwa eine Captatio benevolentiae, nicht geschrieben, um ein Kompliment zu machen oder die nachfolgenden gegnerischen Auseinandersetzungen unter ein schmeichlerisches Licht zu stellen, sondern kamen von innen heraus; sonst wären sie nicht geschrieben worden. Aber es war meine Überzeugung, daß Gaupp in seinen früheren Arbeiten nicht immer nach dem oben von ihm wiedergegebenen Grundsatze verfahren sei; ich war überzeugt, und bin es heute noch, daß er wiederholt und öfters jenes Verhältnis zwischen Nervenverlauf und Skelett im Einzelfalle nicht richtig eingeschätzt, sondern manchmal überschätzt, in anderen Fällen nicht richtig verwertet hat; daß er vor allem auch die ihm gewiß wohl bekannte Tatsache der Möglichkeit des Wechsels jener Beziehungen nicht immer genügend beachtet hat. Deshalb habe ich mich veranlaßt gesehen, diese Tatsache wiederholt öfters mehr zu betonen als Gaupp, auch ihm gegenüber; aber nicht weil ich damit sagen wollte, er hätte jene Tatsache nicht gekannt. Und wenn mir dabei auch einmal das Wort „verteidigen“ unterschlüpfte, so muß ich gewiß zugeben, daß dasselbe ungeschickt gewählt war; aber das, was Gaupp (1911, Anatom. Anz., Bd. 38, p. 428 und 429) daraus gemacht hat, lag, wie jeder nur einigermaßen wohlwollende Leser zugeben wird, nicht in meiner Absicht, und der Ausdruck „verteidigen“ in diesem Zusammenhange erklärt sich immerhin leicht aus der soeben gegebenen Darstellung. Ich will diese Dinge auf sich beruhen lassen; aber so viel muß ich doch bemerken: Wollte ich so in Gaupp's zahlreichen, gegen mich gerichteten Stellen Wort- und Begriffsanalysen betreiben, wie Gaupp es hier, im Falle des Wortes „verteidigen“, und auch sonst, gegen mich getan hat, so würde eine nicht geringe Anzahl Ausdrücke herauskommen, welche ich mit dem gleichen Rechte zurückweisen könnte, mit welchem Gaupp hier das von mir gebrauchte Wort „verteidigen“ zurückweist.

Um die Sache selbst zu erläutern, will ich wenigstens einige Beispiele anführen, welche in mir damals besonders die oben angegebene Überzeugung hervorriefen: 1. das Verhältnis der Augenmuskelnerven und Trigeminuszweige zur Ala temporalis der Mammalia und dem Processus basipterygoideus der Nonmammalia, insonderheit der Reptilien; 2. das Verhältnis des Nervus mylohyoideus zum Meckel'schen Knorpel und Condylusknorpel des embryonalen Mammalienunterkiefers; 3. das Verhältnis des Nervus auriculotemporalis zum Unterkiefercondylus der Mammalia; 4. die Verhältnisse der Chorda tympani.

Näher will ich hier auf all das nicht mehr eingehen; vor allem auch, um den Streit nicht fortzuführen. Nur am 1. Punkte will ich die Gründe für die Entstehung meiner Überzeugung kurz erläutern: Nach meiner Ansicht hätte die Analyse des Nervenverhaltens Gaupp in seiner Arbeit über die Ala temporalis von 1902, obwohl sein Ausgangspunkt in erster Linie nicht die Nerven waren, sondern das Foramen caroticum, bezüglich der Ala temporalis zu einem anderen Ergebnisse führen müssen, als die Arbeit geführt hat: nämlich dazu, daß in erster Linie der Processus alaris das Homologon des Processus basipterygoideus der Nonmammalia ist. Ich meine, schon die Analyse des Nervenverlaufes allein hätte Gaupp zu dieser Ansicht führen müssen, von allem anderen abgesehen. Statt dessen kam Gaupp damals zu der Ansicht, daß der Processus alaris ganz auszuscheiden sei, und daß nur der aufsteigende Teil der Ala temporalis als Objekt der Vergleichung mit dem Processus basipterygoideus in Betracht käme. Das letztere ist aber noch ganz unsicher, und eine Homologie des aufsteigenden Teiles der Ala temporalis mit dem Epipterygoid m. E. viel wahrscheinlicher. Meine Ansicht ist eben die: hätte Gaupp damals den Nervenverlauf richtig eingeschätzt, so hätte schon dieser Punkt allein, von allem anderen abgesehen, ihm damals schon ein anderes Resultat ergeben müssen. Um nicht wieder mißverstanden zu werden, betone ich noch ausdrücklich, daß ich sehr wohl weiß, daß Gaupp sich bei seinen Vergleichen nicht allein auf das Verhalten der Nerven gestützt hat; das soll mit meinen Worten nicht etwa gesagt sein[1].

Damit schließe ich meine Kontroverse mit Gaupp über diese Frage. Ein sachlicher Streit über dieselbe besteht zwischen uns m. E. insofern eigentlich ja auch gar nicht, als, wie ich vorhin schon sagte, meine prinzipielle Auffassung von derjenigen

---

[1] Bemerkt sei hier noch, daß Gaupp nicht, wie man der Fußnote auf p. 366 und 367 des gegen mich gerichteten Artikels im Anatom. Anz. Bd. 37 entnehmen könnte, nur an „einer Stelle“, nämlich auf p. 226 seiner Arbeit über die Ala temporalis (Anatom. Hefte, Bd. 19, 1902), von der „ausschlaggebenden“ Rolle oder Bedeutung des Nervenverlaufes („für manche Probleme“) gesprochen hat; er hat dies auch noch an anderen Stellen getan; z. B. auf p. 190 der soeben genannten Arbeit; ferner auch von der Chorda tympani, was man nach einer Bemerkung Gaupp's auf p. 370 des eben erwähnten Artikels im 37. Bande des Anatom. Anz.: er habe von derselben nur gesagt, sie sei berufen, in der Lehre vom schallleitenden Apparate „ein sehr gewichtiges Wort mitzusprechen“, nicht erwarten möchte; nämlich auf p. 1130 seines Referates über die Ontogenese und Phylogenese des schallleitenden Apparates (1898, Ergebnisse der Anat., Bd. VIII), wo es heißt: „Dieser Verlauf der Chorda zum Zungenbeinbogen wird für die vergleichende Betrachtung von ausschlagender Bedeutung werden.“ Solche und andere, ähnliche, wenn auch nicht ganz gleichlautende Stellen schwebten mir eben vor, als sich mir seinerzeit die Überzeugung aufdrängte, daß Gaupp, in früheren Arbeiten, eben doch mitunter die Bedeutung des Nervenverlaufes in überschätzender Weise betont habe. Jedenfalls hatte ich den Eindruck, daß Gaupp dies früher getan habe. Und wäre auch dieser Eindruck falsch gewesen, so habe ich jedenfalls nur meiner aufrichtigen Überzeugung Ausdruck verliehen, wenn ich in dieser Frage einige Male gegen Gaupp Stellung nahm. Und diese Überzeugung ist in mir nicht etwa, wie man nach so vielen Anklagen Gaupp's meinen sollte, nur deswegen entstanden, weil ich Gaupp's Arbeiten nicht genügend oder gar gründlich gelesen hätte. Würde Gaupp seine in meinen Händen befindliche Arbeiten, mit den von mir herrührenden, mehr als zahlreichen Bleistiftnotizen sehen, so bekäme er vielleicht ein anderes Urteil. Übrigens ist Gaupp ja auch von anderer Seite mißverstanden worden, und umgekehrt ist es meinen Arbeiten bei ihm nicht besser gegangen.

Gaupp's überhaupt nicht abweicht; es sich also nur darum handeln kann, ob in einem bestimmten Einzelfalle einer von uns überzeugt ist, daß der andere das von Gaupp kurz präzisierte Prinzip richtig befolgt hat. Darüber werden wir öfters verschiedener Meinung sein. — Im übrigen erkenne ich selbstverständlich auch an, daß Gaupp vor mir diese Frage behandelt und auch vor mir die Tatsache der Variabilität des Verhältnisses zwischen Nervenverlauf und Skelett erkannt und ausgesprochen hat.

Ich möchte aber doch auch bemerken, daß ich Gaupp niemals die Priorität bestritten und etwa gar für mich beansprucht habe; sowenig wie in anderen Fragen; auch wenn ich, in kürzeren Mitteilungen, nicht immer die betreffende Literatur angeführt habe, wie z. B. in einer früheren kurzen Anführung der auch oben wiedergegebenen Tatsache, daß der Glossopharyngeus der Schildkröten durch die Ohrkapsel verläuft (vergl. dazu eine gegen mich gerichtete Bemerkung Gaupp's auf p. 365 und 366 im Band 37 des Anatom. Anz.).

Ehe ich nunmehr zu Bender's neuester gegen mich gerichteter Darstellung (1912) übergehe, schicke ich folgendes voraus. Ich habe niemals geleugnet, daß zwischen dem Verlauf der Nerven und den Teilen des Skelettes ursprünglich primäre Beziehungen bestanden haben. Ich habe dies bisher zwar auch nie besonders betont, aber in erster Linie nur deshalb nicht, weil meine bisherigen Arbeiten wenig oder gar keine Beziehungen zu dieser Frage hatten, sodann, weil die ursprüngliche Existenz solcher primärer Beziehungen m. E. eine Selbstverständlichkeit ist: da die Nerven bei den Chordaten phylogenetisch zweifellos früher vorhanden gewesen sind als die Elemente des Primordialskelettes oder gar die Deckknochen, so ist es klar, daß das Skelett, als es aufzutreten begann, zu den bereits vorhandenen Nerven in Beziehung treten mußte; da nun der Verlauf der einzelnen Nerven im allgemeinen in ganz bestimmten Bahnen sich bewegte, andererseits das Entstehen des Skelettes ebenfalls bestimmte Bahnen einschlug und offenbar aus mechanischen Gründen einschlagen mußte, welch beides hier wohl nicht näher ausgeführt zu werden braucht, sondern als allgemein bekannt vorausgesetzt werden darf, so ist es weiter klar, daß nicht nur überhaupt Beziehungen zwischen Skelett und Nerven, sondern, von Anfang an, ganz bestimmte Beziehungen zwischen den einzelnen Nerven und den einzelnen Elementen des Skelettes auftreten mußten, also ganz bestimmte Beziehungen eines bestimmten einzelnen Nerves zu ganz bestimmten Teilen des Skelettes. Das waren die primären Beziehungen. — Ich bemerke noch folgendes: wenn ich vorhin gesagt habe, das ursprüngliche Bestehen solcher primärer Beziehungen zwischen Skelett und Nervenverlauf sei eine morphologische Selbstverständlichkeit, so soll damit nur ein Urteil über die Anerkennung des für alle Fälle gültigen allgemeinen Prinzipes als einer Tatsache ausgesprochen, nicht aber etwa gesagt sein, daß nun die Erforschung der Beschaffenheit dieser primären Beziehungen im bestimmten Einzelfalle etwas Nebensächliches, oder gar Überflüssiges sei. Ganz im Gegenteil erkenne ich selbstverständlich den hohen Wert dieser Erforschung an, weil eben nur durch Erforschung die spezielle Ausgestaltung des allgemeinen Prinzipes im Einzelfalle dargetan werden kann, diese Aufdeckung der Beziehungen im bestimmten Einzelfalle aber einen wichtigen Faktor in die Rechnung unserer vergleichend-anatomischen Erwägungen und Betrachtungen einführt. Wie ich das Verhältnis der Weichteile überhaupt, also der Muskeln, Gefäße und Nerven, zum Skelette als wichtiges Kriterium vergleichend-anatomischer Forschung im allgemeinen, wie auch im besonderen des Skelettsystems einerseits und andererseits der Weichteile selbst, betrachte, ebenso erachte ich auch die Aufdeckung der primären, also ursprünglichen Beziehungen der einzelnen Nerven zum Skelette und seinen Teilen nicht nur für nützlich, sondern für ein notwendiges Erfordernis morphologischer Forschung. Wenn ich trotzdem in meinen früheren Arbeiten auf diese primären Beziehungen selbst kaum eingegangen bin, so liegt das daran, daß diese Frage eben nicht in den Zielen dieser Arbeiten gelegen war. Nur diese Frage lag darin, ob jene Beziehungen ein für allemal gegeben, also konstant seien. Und diese Frage, nach der Konstanz der Beziehungen zwischen Nervenverlauf und Skelett, und zwar sowohl Primordialskelett wie Deckknochen, habe ich verneint; so wie auch Gaupp dies tut, mit welchem ich in dieser Frage und Hinsicht wohl stets übereingestimmt habe.

In der Tat läßt sich an zahlreichen Beispielen, sowohl das Primordialskelett wie die Deckknochen betreffend, mit vollkommener Sicherheit beweisen, daß, trotz des zweifellos ursprünglichen und auch heute noch vielfach vorhandenen Bestehens eines primären Verhältnisses zwischen Nervenverlauf und Skeletteilen, doch, in den rezenten Formen, in vielen Fällen keine Konstanz und völlige Unverrückbarkeit der Beziehungen zwischen

Nerven und Skelett besteht, sondern die Möglichkeit und auch Tatsächlichkeit mehr oder weniger weitgehender Veränderungen, kurz, ein Wechsel derselben; und daß deshalb den Beziehungen des Nervenverlaufes zu den Skeletteilen, wenngleich stets eine entsprechende morphologische Bedeutung, so doch im allgemeinen keine allein ausschlaggebende Rolle in unseren vergleichend-anatomischen Erwägungen zukommt. Daß sie bedeutungslos, weil etwa zufällig, seien, dies würde ich niemals behaupten und habe ich nie behauptet; daß vielmehr auch ich ihren Wert zu schätzen weiß, ist dadurch bewiesen, daß ich an zahlreichen Stellen meiner Arbeiten auf die Darstellung solcher Beziehungen in besonderen Fällen und ihre Verwertung Gewicht gelegt habe; gleichwie auf das Verhalten anderer Weichteile, insbesondere der Muskeln und Gefäße.

Andererseits ist es selbstverständlich, daß den Veränderungen in den Beziehungen zwischen Nerv und Skelett jeweils bestimmte Ursachen zugrunde liegen müssen. Ist es doch ein unumstößlicher, schon seit Plato's und des Aristoteles Zeiten, selbst in der Philosophie, anerkannter und feststehender Satz aller Erfahrung, daß alle Veränderungen, welche sich an den Zuständen der Materie, als der unerschaffbaren und unzerstörbaren, also ewigen Grundlage alles Seins, vollziehen, dem Kausalitätsgesetze unterworfen sind, d. h. daß jede Veränderung Wirkung einer Ursache ist, und ohne Ursache keine Veränderung eintritt; oder allgemeiner ausgedrückt: Alles Bestehende, d. h. jeder Zustand der Materie, einen zureichenden Grund haben muß und hat. Der Philosoph Wolf hat dies, schon vor langer Zeit, in die prägnanten Worte zusammengefaßt: Nihil est sine ratione cur potius sit, quam non sit; und Schopenhauer hat, mit Recht, den Satz vom zureichenden Grunde die Grundlage aller Wissenschaft genannt[1]; und Heraklit, im Altertume, hat es schon ausgesprochen, daß die Veränderung das Grundgesetz der Natur sei, da nichts sich jemals dauernd gleichbleibe, sondern: *παντα ϱει*[2]. Wie denn in der Tat jede Existenz, d. h. jeder bestimmte Zustand der unzerstörbaren Materie, d. h. jede stoffliche Zusammensetzung, und damit auch jeder Lebenszustand, immer nur einer an der Materie vorausgegangenen Veränderung, also einer bestimmten Veränderung eines bestimmten Stoffes, sein Dasein verdankt und daran seine Ursache hat. — So müssen also auch die Veränderungen in den Beziehungen zwischen Nerv und Skelett jeweils ihre ganz bestimmten Ursachen haben. Diese Ursachen können sehr verschiedener Art sein; es kommen in erster Linie in Betracht: 1. Veränderungen im Endgebiete des Nerven, wie topographische Verlagerungen der von dem betreffenden Nerven versorgten Organe; 2. Veränderungen an den betreffenden Skeletteilen (Lageverschiebungen, Vergrößerungen, Reduktionen u. dergl.); 3. Veränderungen in der näheren oder entfernteren Nachbarschaft, vornehmlich topographischer Art.

Wenn also auch für alle Fälle das allgemeine Prinzip feststeht, daß es primäre Beziehungen zwischen Nerven und Skeletteilen gibt, und daß Veränderungen in diesen Beziehungen jedesmal bestimmte Ursachen haben müssen, so ist es im besonderen Falle doch meist sehr schwer, häufig gewiß ganz unmöglich, auch nur mit einiger Bestimmtheit irgend etwas über die wirkliche Ursache einer speziellen Veränderung auszusagen. Über die mehr oder weniger große Wahrscheinlichkeit von in solchem Falle als „Erklärung" aufgestellten Hypothesen, welche ihre Grundlage in den beobachteten Tatsachen haben, werden wir zumeist nicht hinauskommen. Die Schwierigkeit dieser Sachlage zu illustrieren, will ich nur ein Beispiel anführen, und wähle als solches das Verhältnis des zweiten Trigeminusastes zum aufsteigenden Teile der Ala temporalis der Mammalia einerseits und dem Processus ascendens s. epipterygoideus Palatoquadrati (Epipterygoid, Columella) der Nonmammalia, insbesondere der Reptilien. Bekanntlich verläuft der zweite Trigeminusast der Reptilien erst an der caudalen Seite des Processus epipterygoideus (Epipterygoid, Columella) lateralwärts und dann, an der lateralen Seite des Skelettstückes vorbei, nach vorn. Bei den Mammalia war dementgegen bisher nur bekannt, daß der

[1] Arthur Schopenhauer: Über die vierfache Wurzel des Satzes vom zureichenden Grunde. In: A. Schopenhauer's sämtliche Werke. In sechs Bänden herausgegeben von Eduard Grisebach. Bd. III.

[2] Siehe Eugen Dühring: Kritische Geschichte der Philosophie. 3. Aufl., 1878, und 4. Aufl. als erster Band des Gesamtkursus der Philosophie, 1894.

zweite Trigeminusast medial von dem aufsteigenden Teile der Ala temporalis liegen bleibt und an dieser Seite des Skelettstückes vorbei nach vorn verläuft. Dementsprechend verläuft auch bei den Reptilien der Nerv nicht dorsal vom Processus basipterygoideus, während er in den bisher bekannten Säugerzuständen bekanntlich dorsal von den basalen Teilen der Ala temporalis liegt. Gaupp hat diesen Unterschied schon 1902 (Anatom. Hefte, Bd. 19, p. 191) hervorgehoben und zugleich versucht, diesen Gegensatz im Verlaufe des Nerven bei Reptil *(Lacerta)* und Mammale zu erklären. Er schreibt, p. 191, über dies gegensätzliche Lageverhältnis: „Das hat aber seinen ganz besonderen leicht erkennbaren Grund: das Vorhandensein der sogenannten Columella (des Antipterygoid) bei der Eidechse . . . Durch diesen Skeletteil werden nämlich, worauf ich schon vor längerer Zeit aufmerksam machte . . ., der zweite und der dritte Trigeminusast bald nach ihrem Abgang vom Ganglion lateralwärts abgelenkt und so vom ersten Trigeminusast getrennt: während der erste Ast medial von der Columella nach vorn verläuft, treten der zweite und dritte hinter der Columella nach außen. Mit der Columella brauchen wir nun aber bei den Säugern nicht mehr zu rechnen, sie existiert hier nicht; und wenn wir sie uns fortdenken, so steht einem direkteren Verlaufe des zweiten Trigeminusastes nach vorn, über den Processus basipterygoideus hinweg, nichts im Wege." Meine Ansicht über diesen Erklärungsversuch ist folgende: Zweifellos sind alle von Gaupp als tatsächliche Grundlagen seiner Erklärung angeführten Data für damals richtig gewesen; dennoch kann der erklärende Gedankengang nicht richtig sein, oder ist wenigstens seine Richtigkeit sehr anfechtbar, und zwar auf Grund der oben mitgeteilten, von mir beobachteten Tatsache, daß bei *Didelphys* heute noch der zweite Trigeminusast sich um die caudale Seite des aufsteigenden Teiles der embryonalen knorpeligen Ala temporalis herumschlingt und dann lateral von dem Skelettstücke nach vorn verläuft; sich also genau so zum aufsteigenden Teile der Ala temporalis verhält wie bei den Reptilien zum Processus epipterygoideus Palatoquadrati (Epipterygoid s. Columella). Daraus folgt doch: entweder ist dieser aufsteigende Teil der Ala temporalis der *Didelphys* homolog dem Epipterygoid (Columella) der Reptilien, in welchem Falle der Verlauf des Nerven bei *Didelphys* keiner weiteren Erklärung bedarf; dann aber ist die Annahme Gaupp's, bei den Säugern sei das Epipterygoid (Columella) nicht mehr vorhanden, daher bei dem Versuche einer Erklärung des Nervenverlaufes der Mammalia nicht mehr in Rechnung zu stellen, nicht richtig; oder es entspricht der aufsteigende Teil der Ala temporalis der Mammalia, wirklich nicht, wie Gaupp meint, dem Epipterygoid der Reptilien, und es fehlt somit dieses Skelettstück den Säugetieren; dann kann das Fehlen desselben kein wesentlich mitbestimmender Faktor sein für den vom Reptilzustande abweichenden Verlauf des Nerven bei den Mammalia, zumal da doch wohl zweifellos der aufsteigende Teil der Ala temporalis in *Didelphys* und den übrigen Mammalia ditremata das gleiche, homologe Skelettstück ist, und *Didelphys* hier, im Verhalten des Nerven, den primitiven Zustand aufweist, und nicht die übrigen Mammalia. Wollte man dies alles indessen nicht anerkennen, so müßte man für die *Didelphys*-Verhältnisse eine Sondererklärung aufstellen, welche aber zum mindesten in dem Maße ihrer Bedeutung der wiedergegebenen Gaupp'schen Erklärung der Säugerverhältnisse im allgemeinen Abbruch täte und dieselbe einschränkte. M. E. aber trifft Gaupp's Ausführung, nachdem die Dinge in *Didelphys*, welche ich, wie schon oft betont, für eine im allgemeinen sehr primitive Form unter den lebenden Mammalia halte, so liegen, wie oben angegeben, nicht das Richtige. — Ich betone ausdrücklich: das soll kein Vorwurf gegen Gaupp sein; Gaupp wußte damals nichts von den vom sonstigen Säugerverhalten abweichenden Verhalten des zweiten Trigeminusastes bei *Didelphys*; hätte er dasselbe gekannt, so würde er es zweifellos in seine Rechnung mit eingestellt, und dann wahrscheinlich eine andere Erklärung versucht haben. Es ist aber dieses Beispiel lehrreich für die Erkenntnis, auf welch unsicherem Grunde unsere „Erklärungen" in solchen Fragen der morphologischen und biologischen Forschung vielfach stehen: es ist eben nicht wie in Fragen der Mechanik — leider! —, und eine einzige neue Tatsache kann einen vorausgegangenen Erklärungsversuch umstoßen oder demselben wenigstens große Schwierigkeiten bereiten. Vielfache Erfahrung in dieser Richtung hat mich im Laufe der Zeit zurückhaltend gegen „Erklärungen" auf diesem Gebiete gemacht: ich habe den Eindruck gewonnen,

daß es sich in vielen derartigen Fällen mehr um ein subjektives Sichzurechtlegen der Erscheinungen durch den Autor handelt, um die Sache sich begrifflich leichter verständlich zu machen, denn als um eine wirkliche ursächliche Erklärung. Die Sache liegt eben so: die Feststellung der Tatsächlichkeit einer Veränderung in jenen Beziehungen wird uns stets leichter, viel leichter möglich sein und gelingen als die Auffindung der die Veränderung bedingenden Ursache; und jene, die Tatsächlichkeit der Veränderung, wenn durch Beobachtung ermittelt, steht auch dann unerschütterlich fest, wenn es uns nicht gelingt, die Ursache der Veränderung aufzudecken. — Trotz alledem behaupte ich selbstverständlich nicht, daß solch erklärende Erwägungen nutzlos oder gar überflüssig seien: sie beleben nicht nur die Darstellung und regen zum Nachdenken an, sondern befriedigen auch das Causalitätsbedürfnis, d. h. die subjektive Quelle alles Wissensdranges, immerhin weit mehr als die trockene, nicht ursächlich verknüpfende Beschreibung der Tatsachen. So habe ich denn auch selbst, an mehreren Stellen meiner bisherigen Arbeiten, derartige Erwägungen gepflogen und angestellt. So z. B., um das gegensätzliche Verhältnis zwischen dorsalem Teile der embryonalen Hyoidbogenspange und Chorda tympani in *Didelphys* und *Manis* einerseits und den übrigen bisher untersuchten Mammalia andererseits zu erklären (1906, Arch. f. Anat., Suppl., p. 76 und 77); nämlich: bei *Didelphys* und (nach van Kampen, 1905) auch bei *Manis* verläuft der Nerv an der medialen, bei den übrigen Mammalia an der lateralen Seite der Spange vorbei: ausgehend nun von der früher (1905, Arch. f. Anat., Suppl., p. 40 ff.) von mir für Kaninchenembryonen näher dargelegten Tatsache, daß die zweite Visceralspange ihre Entwicklung in den ventralen Abschnitten beginnt und sich von hier aus dorsalwärts aus dem Hyoidbogenmesoderm als Blastem (Chondroblastem) differenziert, habe ich angenommen, daß die Spange, bei diesem Prozesse, bei *Didelphys* nicht, wie beim Kaninchen, auf die mediale Seite der Chorda tympani trifft, sondern auf die laterale. Das käme also auf eine in der Ontogenese irgendwie bedingte Lageverschiebung der Skelettspange hinaus. Zugleich habe ich (1906, p. 76 und 77) darauf aufmerksam gemacht, daß bei *Didelphys* die Chorda tympani an einer anderen Stelle des Facialisstammes entspringt, nämlich weiter zentralwärts, als beim Kaninchen; wenigstens in den Embryonen. Eine weitere Frage wäre nun natürlich die: durch was wird die Ablenkung der Hyoidbogenspange und die Verschiedenheit in der Stelle des Ursprunges der Chorda tympani bedingt, d. h. also die Frage nach den entfernteren Ursachen, u. s. f. (Bekanntlich führt die Frage nach den Ursachen, als sich immer und stets nur auf Veränderungen beziehend, streng genommen in infinitum weiter)[1]. — In ähnlicher Weise habe ich in anderen Fällen verfahren; z. B. im Verhältnis des Auriculotemporalis zum Condylus mandibulae der Mammalia und dem Articulare der Nonmammalia usf.

Kurz zusammengefaßt wäre meine Ansicht also etwa folgende:

Es bestehen zwischen den Nerven und den Teilen des Skelettes Beziehungen, welche, infolge der gesetzmäßigen Entstehungsweise beider Teile und der dadurch bedingten topographischen Korrelationen, im allgemeinen bestimmten Charakter besitzen, in dem Sinne, daß man in dieser Hinsicht von primären Beziehungen zwischen den einzelnen Nerven und Skeletteilen sprechen kann. Diese primären, d. h. auf den niedrigsten der in Betracht kommenden Stufen der Chordatenentwicklung gesetzmäßig entstandenen gegenseitigen Beziehungen zwischen Nerv

[1] Bei dieser Gelegenheit darf ich bemerken, daß schon von mir (1905, Arch. f. Anatom., Suppl., p. 44 und 45) am Kaninchen die später (1910) von Kallius (p. 247—263) auch fürs Schwein gefundene und in Textfig. 27 seiner Arbeit bildlich illustrierte Tatsache festgestellt worden ist, daß die Hyoidbogenspange der Mammalia über die von mir als Ligamentum hyostapediale bezeichnete embryonale Verbindung zwischen Hyoidspange und Stapes dorsalwärts hinauswächst. Auch habe ich es damals schon abgebildet, in den Figuren 1—6 der Tafel 1 der erwähnten Arbeit. Ich erwähne dieses hier nur deswegen, weil man aus einer Bemerkung Gaupp's (in der Fußnote 1 auf p. 374 des 37. Bandes des Anatom. Anz.) schließen könnte, was ich soeben gesagt habe, sei nicht der Fall und Kallius' Angabe stünde irgendwie mit mir in sachlichem Widerspruche. Ich behaupte nicht, daß Gaupp dies habe sagen wollen; ich sage nur, daß der Uneingeweihte den angegebenen Schluß aus Gaupp's Darstellung ziehen könnte, und zwar um so mehr, als der betreffende Artikel Gaupp's im ganzen gegen mich gerichtet ist und Gaupp an der in Rede stehenden Stelle nur Kallius' Angaben anführt, nicht auch die meinigen, im Prinzip das gleiche dartuenden, den Kallius'schen aber vorausgegangenen.

und Skelett können in der aufsteigenden Tierreihe ganz erhalten bleiben oder nur mehr oder weniger teilweise; sie können sich also verändern. Dies gilt sowohl für die Teile des Primordialskelettes wie die Deckknochen. Wo solche Veränderungen stattfinden oder stattgefunden haben, liegen denselben selbstverständlich jeweils ganz bestimmte Ursachen zugrunde. Durch die Tatsache der Möglichkeit der Veränderlichkeit wird die Kenntnis der Beziehungen zwischen Nerv und Skelett im allgemeinen sowohl wie im besonderen Einzelfalle keineswegs wert- und nutzlos, ihre Berücksichtigung keineswegs überflüssig. Vielmehr liegt hier trotzdem ein Korrelationsverhältnis vor, welches, genau so gut wie jede andere topographische Beziehung verschiedener Teile zueinander, zu beachten und nach Maßgabe der besonderen Umstände des gegebenen Falles zu bewerten ist. Namentlich in Fragen der Skeletthomologieen sind diese Beziehungen ebensogut in Rechnung zu setzen, wie ähnliche Beziehungen anderer Weichteile, etwa der Muskeln oder Gefäße. Allein ausschlaggebend können sie, bei dem Ermangeln der Konstanz, in der Regel nicht sein; aber sie sind und bleiben immer ein beachtenswerter Faktor in dem Tatsachenkomplexe einer vergleichend-anatomischen Abwägung.

Ich habe nun noch kurz einzugehen auf Bender's neueste (1912, p. 39 und 40, und 52—55) gegen mich gerichtete Darstellung. Dieselbe befindet sich in der gleichen Arbeit, in welcher auch die in Sachen der Bicolumella auris (Distelidium auris) gegen mich gerichteten, bereits zurückgewiesenen Angriffe stehen. Ich sehe mich genötigt, vor allem die Entstellungen zurückzuweisen, welche in Bender's Darstellung und Wiedergabe der unserem Streite zugrunde liegenden Sachlage enthalten sind.

Die Sachlage verhält sich, wie jedermann, durch Nachprüfung meiner früheren Arbeiten und Bender's Polemik gegen mich, feststellen kann, folgendermaßen: Bender hat früher, in einem gegen mich gerichteten polemischen Artikel (Anatom. Anz. Bd. 37, p. 131—123), behauptet, es seien zwar die Beziehungen zwischen Nervenverlauf und Deckknochen variabel, dagegen nicht auch diejenigen zwischen Nervenverlauf und Primordialskelett, welche ganz anders geartet seien; diese bezeichnete Bender vielmehr als „konstant“ und sagte, ich hätte durch nichts die von mir auch für dieses letztere Verhältnis, also zwischen Nervenverlauf und Primordialskelett, behauptete Variabilität bewiesen. Ich habe nun die Richtigkeit dieser Ansicht Bender's bestritten (Anatom. Anz., Bd. 37, p. 476), unter Anführung unwiderlegbarer Zeugnisse für die Richtigkeit meiner Auffassung. Es hat sich also in unserem Streite bisher gehandelt um Konstanz oder Nichtkonstanz der Beziehungen zwischen Nervenverlauf und Primordialskelett, d. h. um die Frage: sind diese Beziehungen immer konstant oder nicht? Daß meine damals gegen Bender vorgetragene Ansicht richtig war und ist, bezeugt jetzt Bender selbst, indem er, in seiner neuesten Arbeit (1912), mehrfach über sekundäre Veränderungen in den Beziehungen zwischen Nervenverlauf und Primordialskeletteilen berichtet.

Anstatt nun aber dies alles so darzustellen und hervorzuheben, und die jetzige Übereinstimmung in dieser Frage zuzugeben, womit unser ganzer Streit beendigt gewesen wäre, verschiebt Bender die Basis unseres Streites und gewinnt so eine neue Grundlage zu weiteren Angriffen gegen mich (ganz ähnlich wie in Sachen der Bicolumella [Distelidium] auris).

Nämlich: Bender demonstriert zunächst an mehreren Beispielen, insbesondere am Nervus palatinus des Facialis und der Chorda tympani, daß es primäre oder primitive Beziehungen zwischen Nerven und Primordialskelett gibt, des Nervus palatinus insbesondere zur primordialen Schädelbasis, der Chorda tympani zu bestimmten Teilen des Visceralskelettes. Des weiteren zeigt er dann, insbesondere am Beispiele der Chorda tympani, daß diese primären Beziehungen im Verlaufe der Ontogenese Veränderungen erfahren, und zwar im besonderen Falle der Chorda tympani infolge der Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge des Quadratums, in welch letzteren Bender die Ursachen der Veränderungen erkennt. Die Chorda tympani hat also im fertigen Zustande an den in Betracht kommenden bestimmten Stellen einen anderen Verlauf als auf jungen Embryonalstufen. — Das sind Beobachtungen, welche auch den meinigen nicht fremd sind, und mit diesen Angaben kann ich nur einverstanden sein; dieselben bilden indessen auch nicht im geringsten einen Gegensatz zu meinen früheren Angaben und Ansichten.

Nach der Schilderung dieser hier nur ganz kurz und summarisch wiedergegebenen Beobachtungen an der Chorda tympani sagt dann Bender (p. 40): „Das Wesentliche an dieser Beobachtung ist in Übereinstimmung mit dem über den R. palatinus VII Gesagten die Tatsache, daß alle diese Besonderheiten des Nervenverlaufes durch sekundäre und lokale Eigentümlichkeiten der Skelettentwicklung bedingt und daher für morphologische Beurteilung von untergeordneter Bedeutung sind. Will man diese sekundären Vorgänge mit primitiven Ausgangszuständen vergleichen, so ist das natürlich nur unter vorhergehender Aufklärung und Berücksichtigung dieser sekundär abändernden Ursachen möglich.“

Auch das sind Sätze, welche ich nur unterschreiben kann, denn ihr Inhalt entspricht auch meiner Ansicht über das von Bender hier gemeinte Verhältnis zwischen den primitiven Ausgangszuständen und den sekundär abändernden Vorgängen der Ontogenese. Auch diese Sätze bilden nicht im geringsten einen Gegensatz zu meinen früheren Angaben und Ansichten.

Dennoch fügt Bender, in einer Fußnote (Nr. 3 auf S. 40), folgendes hinzu: „Diese Überlegung ist auch ohne diese Belege so selbstverständlich, daß man es für unmöglich halten sollte, daß sie bei morphologischen Betrachtungen außer acht gelassen werden könnte. Dennoch hat Fuchs in seiner Erwiderung (Anatom. Anz., Bd 37, 1910) derartige Überlegungen nicht angestellt. In allen Punkten, welche er gegen mich anführt, um zu zeigen, daß die Beziehungen der Nerven auch zum Primordialskelett variabel seien, fehlt dieser Grundgedanke. Nur so erklärt sich auch, daß Fuchs dort Dinge zusammenwirft, die ganz verschieden zu beurteilen sind: Nerv und Visceralskelett in frühen und späten Stadien, Nerv und Basis cranii ohne jede vorherige Feststellung und Berücksichtigung der an der Basis stattgehabten Veränderungen, und endlich Nerv und Deckknochen. Als Antwort genügt hier der Hinweis auf die Methode, durch welche Fuchs dort angeblich stichhaltige Gegenargumente

herbeizuschaffen geglaubt hat.“ — Auf diese Sätze bezieht sich dann noch die Darstellung Bender's auf p. 53 und 54 und die Fußnote auf der zuletzt genannten Seite.

Auf diesen Angriff habe ich zu erwidern: Die betreffenden Sätze enthalten im wesentlichen nur Entstellungen des wahren Sachverhaltes (wie in Sachen der Bicolumella auris) und erledigen sich dadurch eigentlich von selbst. Mit allem dem, was Bender hier, in dieser Sache, gegen mich vorbringt, habe ich es früher, in dem von Bender gegen mich geführten Streite, gar nicht zu tun gehabt: nicht damit hatten wir es zu tun, ob während der Ontogenese der einzelnen Individuen oder einer bestimmten Spezies der Verlauf eines Nerven Verschiebungen erfahren kann und erfährt (eine Frage, welche mir, auf Grund meiner eigenen Studien und Beobachtungen, längst bekannt ist, und zwar in bejahendem Sinne), sondern mit der Frage, ob von Art zu Art die Beziehungen zwischen Nervenverlauf und Primordialskelett immer konstant bleiben oder nicht; welches denn doch wohl etwas ganz anderes ist. In dieser Hinsicht nun habe ich die Konstanz des fraglichen Verhältnisses geleugnet (was übrigens auch Gaupp tut), während Bender gegen mich von konstanten Beziehungen gesprochen hat; mit welchem er eben etwas Unrichtiges ausgesprochen hat. — Ich habe niemals geleugnet, daß es primäre Beziehungen zwischen den Nerven und dem Primordialskelette gibt; ich hatte es früher aber mit diesen auch nicht zu tun. Im übrigen ist ihre Existenz in meinen Augen eine Selbstverständlichkeit, weil Naturnotwendigkeit. — Ferner: daß Veränderungen immer sekundär sind und immer ganz bestimmte Ursachen im Einzelfalle haben müssen, ist ebenfalls eine Selbstverständlichkeit, und auch nie von mir geleugnet oder auch nur anders gesagt worden. Aber auch mit dieser Frage hatte ich es früher nicht zu tun. — Auch das ist selbstverständlich, daß man das Ergebnis der sekundären Veränderungen nur dann von dem primitiven Ausgangszustande ableiten kann, wenn man diesen letzteren kennt, und nur dann erklären kann, wenn man die Ursachen der sekundären Veränderungen kennt. Aber auch diese Frage bildete nicht einen Gegenstand meiner früheren Erörterungen. — Einzig und allein die Frage stand bei mir zur Diskussion, ob die Beziehungen zwischen Nervenverlauf und Primordialskelett (ebenso wie zwischen Nervenverlauf und Deckknochen) in der Wirbeltierreihe ein für alle Male endgültig festgelegt seien, im Sinne einer unverrückbaren Konstanz. Es stand also in Frage die Realität oder Irrealität der Verschiebung des Nervenverlaufes von Art zu Art, von Gattung zu Gattung, also allgemein: von Tiergruppe zu Tiergruppe; es stand dagegen nicht in Frage die Tatsächlichkeit oder Nichttatsächlichkeit der Verschiebung des Nervenverlaufes in der Ontogenese des Einzelindividuums oder der Individuen einer einzigen bestimmten Art. Meine Ansicht war und ist nun, daß in dem Verhältnis des Nervenverlaufes sowohl zu dem Primordialskelette wie zu den Deckknochen von Art zu Art, oder von Tiergruppe zu Tiergruppe Konstanz zwar vorhanden sein kann, aber durchaus nicht vorhanden sein muß, eben weil die Erfahrung lehrt, daß sie nicht immer vorhanden ist, sondern in sehr zahlreichen Fällen fehlt; mit einem Worte, daß die Konstanz jener Beziehungen, insbesondere auch des Nervenverlaufes zum Primordialskelette, als (ausnahmslos gültiges) Gesetz eben nicht existiert. Die Richtigkeit dieser Ansicht ist durch unwiderlegliche Beispiele in zahlreichen Fällen mit absoluter Sicherheit erhärtet (ich verweise nur auf das oben neu angeführte Beispiel des Verhältnisses des zweiten Trigeminusastes zum aufsteigenden Teile der Ala temporalis der *Didelphys* einerseits und der übrigen, bisher daraufhin untersuchten Mammalia andererseits), so daß sich Bender gegen mich damit wird abfinden müssen.

Durch die Verschiebung seiner Angriffsbasis gegen mich hat also Bender sachlich nichts, rein gar nichts erreicht. Seine persönlichen Ausfälle gegen mich tangieren mich persönlich jedenfalls gar nicht, zumal seit Bender's oben beleuchtetem Vorgehen in Sachen der Bicolumella auris. Es wird auch hier die Zeit kommen, da sich alles klären wird. Mit diesem Hinweise auf eine objektive Zukunft schließe ich meinen Protest gegen Bender's Darstellung und Angriff in diesem Punkte.

Einen Satz in Bender's Abhandlung muß ich aber doch auch noch zurückweisen. Nämlich: Bei der (teilweise gegen mich gerichteten) Besprechung des Verhältnisses der Chorda tympani zum Hyoidbogenskelette, sagt Bender auf p. 53 u. a.: „Die einzige Möglichkeit, die Morphologie dieses Nerven zu verstehen, fand sich in der Feststellung seiner Eigenschaft als Hyoidbogennerv, welches in der primären Autostylie der Notidaniden, nicht in der von Fuchs gelegentlich angeführten, längst als sekundär nachgewiesenen Hyostylie ihren primitivsten Ausdruck findet.“ Danach sollte man doch erwarten, ich hätte jemals irgendwo behauptet, nicht die Autostylie, wie sie also bei den Notidaniden besteht, sei der ursprüngliche Zustand, sondern die Hyostylie; womit ich dann das natürliche Verhältnis auf den Kopf gestellt hätte. Nun ist es mir aber niemals eingefallen, etwas Derartiges zu behaupten, wohl aber habe ich gerade das Gegenteil davon deutlich ausgesprochen und als meine Meinung angegeben, daß bei den Notidaniden der ursprüngliche Zustand gegeben, also die Autostylie primär, die Hyostylie sekundär sei (vergl. p. 25—28 meines Vortrages auf der Würzburger Anatomenversammlung 1907). Ich habe also die gleiche Ansicht vertreten und offen ausgesprochen, welche Bender oben, gegen mich gewendet, ausspricht. Ich habe also allen Grund, auch diese Darstellung Bender's zurückzuweisen.

Auch sachlich kann ich nicht mit allen Ausführungen Bender's in der in Rede stehenden Arbeit einverstanden sein. So, wenn er p. 54 sagt: „Es kann nicht bestritten werden, daß die Chorda tympani bei allen Nichtsäugern in der Hauptsache zunächst doch der Columella folgt. Das hat gerade wieder die vorliegende Untersuchung bei *Testudo graeca* ergeben.“ Ich bestreite ganz entschieden die Richtigkeit des angeführten Bender'schen Satzes. Nicht soweit er *Testudo* betrifft, wohl aber soweit er ganz allgemein von „allen Nichtsäugern“ spricht. Denn: auch die Urodelen und Anuren sind Nichtsäuger, und haben eine Columella auris, welche dem Hauptstücke, nämlich dem medialen Teile, dem Stapes oder Otostapes, der Bicolumella (Distelidium) auris der Reptilien entspricht und homolog ist; die Chorda tympani hat aber, in den lebenden Formen, keine näheren Beziehungen zu dieser Columella der Amphibien nach Art der betreffenden Beziehungen in *Testudo*, wie sie Bender, in wesentlicher Übereinstimmung mit Noack's (1907) Darstellung von *Emys*, beschreibt. Bezüglich der Anuren sagt z. B. Gaupp, in seiner letzten Arbeit (1912/13) p. 196, nachdem er den Verlauf des hinteren Facialisstammes beschrieben hat, über den R. mandibularis internus (d. i. die Chorda tympani): er zieht, nach seinem Abgange vom hinteren Facialisstamme, „um die Außenseite des mit der Schädelbasis verbundenen Cornu hyale des Zungenbeins herum ventralwärts und nach vorn an die Innenfläche des Meckelschen Knorpels.“ . . . . „Zu dem Plectrum tritt er dabei in keine engeren Beziehungen mehr, da er in größerer Entfernung ventral von ihm (ventral von der

Paukenhöhle) verläuft.“ Für *Salamandra*, bei welchem Tiere ich die Entwicklung der (neben dem Operculum vorhandenen) Columella auris an zahlreichen Plattenmodellen, aus allen Stufen der Entwicklung, studiert habe (ich werde anderen Ortes darüber berichten), kann ich mit Bestimmtheit angeben, daß die Chorda tympani zur Columella auris keine solchen Beziehungen hat, wie von Bender für *Testudo* auf jüngerer Stufe angegeben: die Chorda tympani verläuft auf keiner Stufe an der aboralen Seite der Columella in mediolateraler Richtung dem Gehörstäbchen parallel, sondern geht unter der Wurzel der Columella vom Facialis ab, um sich sofort ventralwärts zu wenden. Die Frage, wieweit hier primäre oder sekundäre Verhältnisse vorliegen, kann zunächst ganz beiseite gelassen werden: jedenfalls ist Bender's angeführte Bemerkung über die Chorda tympani aller Nichtsäuger ganz im allgemeinen nicht richtig, wie aus dem Angeführten hervorgeht.

Auch ich halte mit Bender und Drüner (1903, Anat. Anz., Bd. 23, p. 551 ff., p. 553 Fußnote) die Chorda tympani für einen Hyoidbogennerven. Aber daraus folgt meines Erachtens noch keineswegs mit Bestimmtheit, daß die Columella auris der Amphibien, oder mehr oder weniger große Teile derselben, genetisch dem Hyoidbogenskelette entstammt. Ohne diese Frage hier weiter zu erörtern (ich komme anderen Ortes darauf zurück), möchte ich doch anführen, was ein in dieser Frage gewiß objektiver und ruhig urteilender Forscher sagt: Bütschli nämlich, in seinen Vorlesungen über vergleichende Anatomie, Lieferung 1, p. 270: „Wie schon angegeben, wird das Suspensorium des Amphibienschädels meist allein auf das Palatoquadrat zurückgeführt. Der Hyomandibularteil des Zungenbeinbogens dagegen soll unter starker Reduktion in den Skelettapparat des Ohres (Columella auris ...) übergegangen sein, welcher sich der Fenestra ovalis der Ohrkapsel auflegt. Dieser Auffassung widerspricht vor allem die Tatsache, daß die Ontogenie der Amphibien von einer Beziehung des Hyoidbogens zu dem Gehörknöchelchen nichts erkennen läßt. Vielmehr entsteht dessen Anlage selbständig als eine deckelartige Verknorpelung (Operculum) in der häutigen Schlußmembran der Fenestra ovalis, eventuell als Auswuchs von deren knorpeliger Umrandung.“ Ich verweise ferner auf Okajima (1912), welcher in Untersuchungen an *Hynobius* zu dem Ergebnis kommt, daß Operculum und Columella als ein einziges Gebilde am vorderen Fenestrarand aus dem Ohrkapselknorpel hervorwächst. „Das Operculum und die Columella sind mithin von der Ohrkapsel herzuleiten“ (p. 71). — Beim Salamander sind, nach Ausweis meiner Modelle, Operculum und Columella getrennt. Daß das Operculum, wie ich schon 1907 (Verhdlg. der anat. Gesellsch.) angegeben habe, ontogenetisch und auch phylogenetisch von der Ohrkapsel abzuleiten sei, erkennt jetzt auch Gaupp an (1912/13, p. 196), unter Berufung auf Kingsbury und Reed (1908, 1909), welche nach mir diese Ableitung vertreten haben, wie Stöhr (1880, p. 500—505) schon vor mir. Bezüglich der Columella ist, wie ich anderen Ortes darlegen werde, beim Salamander in der Ontogenese auch nicht eine Spur zu entdecken, welche auf genetische Beziehungen irgendwelcher Art zum Hyoidbogenskelette hinwiese: die ganze Columella entsteht ontogenetisch von der Ohrkapsel aus. Will man sie trotzdem aus vergleichend-anatomischen Gründen phylogenetisch nicht von der Ohrkapsel ableiten, sondern von einem „extralabyrinthären“ Skelettstücke — in welchem Falle ja wohl nur die Hyomandibula in Betracht käme —, so muß man sagen, daß Ontogenese und Ontogenie in diesem Falle eben gar nichts zu sagen haben. Es wird eben vielfach angenommen, daß die Urodelen im Bereiche der Columella auris rudimentäre Formen seien (s. z. B. Versluys, 1909, p. 26; Gegenbaur 1898, Vergl. Anat., Bd. 1, p. 896 u. 897; M. Fürbringer, 1907, Diskussion zu meinem Vortrage auf der Würzburger Anatomenversammlung), wie man dies vielfach gleichfalls für ihre Extremitäten, insbesondere die Finger- und Zehenzahl, annimmt. C. Rabl hat sich (1910) von der zuletzt genannten herrschenden Auffassung ganz emanzipiert, und ist, gerade auf Grund des Studiums der Urodelen, zu der Ansicht gekommen, daß der Pentadactylie eine Oligodactylie vorausgegangen sei (p. 40, 1910 u 1901); er hat damit einen neuen Schritt getan und, wie mir scheint, einen wesentlichen Fortschritt angebahnt. Sollte es schließlich bezüglich des Ohres und der Columella auris der Amphibien sich nicht ebenso verhalten, d. h. eine Emanzipation von der herrschenden Ansicht nicht richtig und ein Fortschritt sein? Ich will diese Frage jetzt nicht weiter erörtern. Ich bemerke nur noch zum Schlusse, daß ich, wie ich schon einmal hervorgehoben habe, jetzt nicht mehr, wie 1907 (Verhdlg. d. anat. Gesellsch. zu Würzburg), das Operculum der Urodelen, insbesondere des Salamanders, als Homologon des Säugerstapes betrachte, sondern die neben dem Operculum vorhandene Columella auris.

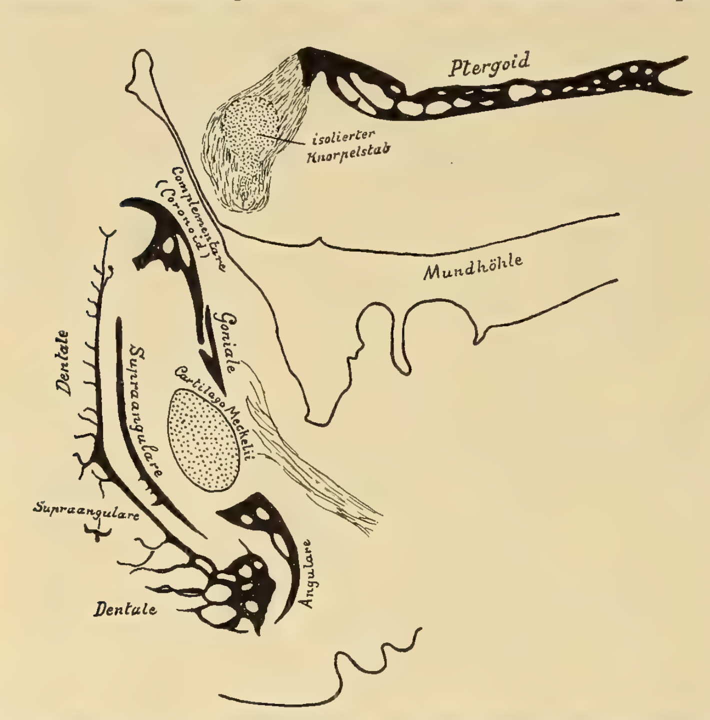
Anhang zum Abschnitte über das Palatoquadratum.

Nur wenig entfernt vom vorderen Ende der Pterygopalatinspange des Palatoquadratums liegt beim reifen Fetus, in der hinteren Augengegend, ein isoliertes, rundliches und längliches Knorpelstück, rings umgeben von einem verdichteten Bindegewebe, welches auch den Knorpel vorwärts in einigen Schnitten fortsetzt. Man hat durchaus den Eindruck, daß der Knorpel, trotz seines im allgemeinen hyalen Aussehens, in dem verdichteten Bindegewebe, welches ich schon in der Serie des Modellembryos, wenn auch in geringerer Ausdehnung, feststellen kann, entstanden ist. Die Entfernung des caudalen Endes des Knorpelstabes vom Vorderende der Pterygopalatinspange beträgt etwa 300 μ, welches mir als nicht ganz belanglos erscheint. Auch sonst ist die Lage des Knorpels wichtig, insbesondere seine Beziehungen zum Pterygoid und Unterkiefer (Textfig. 170, p. 284): Der Knorpel ist an die laterale Kante des Pterygoids angeschlossen, und zwar derart, daß er zugleich schräg nach unten von derselben liegt, und befindet sich außerdem gegenüber dem in erster Linie von dem Complementare gebildeten Coronoidfortsatze des Unterkiefers; doch so, daß sich zwischen Unterkiefer und Knorpel ein Teil der Mundhöhle einschiebt (Textfig. 170, p. 284, darin ganz zusammengedrückt). Er liegt also an einer

Stelle, an welcher eine Gleitbewegung des Unterkiefers stattfindet. Am Schädel des erwachsenen Tieres entspricht dieser Stelle offenbar eine kleine dreieckige, nahezu senkrecht gestellte und lateralwärts schauende Fläche am lateralen Rande des Pterygoids, deren caudaler Rand etwa in gleicher Ebene mit dem Vorderrande des Processus descendens ossis parietalis liegt.

Es fragt sich nun, wie dieser Knorpel zu deuten ist.

Die zuletzt angegebene Tatsache könnte leicht zu der Annahme führen, daß es sich hier um einen sekundären, im Bindegewebe entstandenen und gelegenen Knorpel handele, welcher, ohne genetische Beziehungen zum Primordialskelette, unter dem Einflusse der Tätigkeit des Unterkiefers entstanden sei. Zugunsten einer solchen Vorstellung wäre dann wohl anzuführen das späte ontogenetische Auftreten des Knorpels, seine Unabhängigkeit gegen das übrige, sicher primordiale Knorpelskelett, seine Lage inmitten verdichteten Bindegewebes, innerhalb dessen er auch entstanden ist, seine Beziehungen zum Unterkiefer und Pterygoid.



Textfig. 170. **Aus einem Querschnitte im Bereiche des Processus coronideus des Unterkiefers des reifen Fetus der *Chelone imbricata*. Zur Demonstration des isolierten Knorpelstückes zwischen Unterkiefer und Pterygoid.**

Ich habe nun vorhin schon betont, daß der Knorpel nur in geringer Entfernung vor dem vorderen Ende der Pterygopalatinspange des Palatoquadratums liegt. Wäre es nicht möglich, daß er auf diese Spange zurückzuführen wäre? Prüfen wir diese Frage! Die Pterygopalatinspange ist bei anderen Formen *(Hatteria)* länger als bei *Chelone*, und reicht weiter nach vorn. Da dies zweifellos ein ursprünglicheres Verhalten ist, wird es wohl auch in der näheren oder entfernteren Ascendenz der Schildkröten noch vorhanden gewesen sein, zumal das heutige Verhalten des Schildkrötenpalatoquadratums sowieso auf einen sehr primitiven Ausgangszustand hinweist. So böte also die Lage in einiger Entfernung vor dem Vorderende der heutigen typischen Pterygopalatinspange der *Chelone* der Ableitung des Knorpels von dieser Spange keine Schwierigkeit. — Nun liegt aber dieser Knorpel in einer mehr seitlichen (lateralen) Ebene als das Vorderende der Pterygopalatinspange. Aber auch das bietet keine Schwierigkeit: bei *Hatteria* biegt, wie, u. a., ich selbst früher (1909, Arch. f. Anat., Suppl., p. 9) angegeben und abgebildet habe, der vordere Teil der Pterygopalatinspange im Winkel lateralwärts, über die laterale Kante des Pterygoids hinweg, von der Verlaufsrichtung der caudalen Teile ab, um dann, in einer weiter lateralen Ebene, auf dem Transversum, wieder nach vorn zu verlaufen; und für die Pterygopalatinspange der *Emys* gibt Kunkel (1912 b, p. 741) an: its distal end bending latero-ventrally at a right angle (s. auch Kunkel's Fig. 25 und 27 auf Taf. 2 und 4). Bietet so die laterale Lage der in Rede stehenden Ableitung keine Schwierigkeit, so muß man zugleich eine geringe ventrale Verschiebung, am lateralen Rande des Pterygoids entlang, annehmen, welches wohl auch keine Schwierigkeit bietet, da die Schildkröten kein Transversum mehr haben.

Bliebe also noch die Unabhängigkeit und Selbständigkeit gegen das übrige Primordialskelett, insonderheit die Pterygopalatinspange des Palatoquadratums. Da darf ich denn daran erinnern, daß Schauinsland, in seiner Arbeit aus 1903, das vorderste Stück der Pterygopalatinspange der *Hatteria* auf den späteren Stufen als selbständig und von dem Hauptteile abgelöst gezeichnet hat, welches auch Gaupp (1905/06) besonders

hervorhebt. — Das ontogenetisch relativ späte Auftreten spricht auch nicht mit Bestimmtheit gegen die primordiale Natur des Knorpels; denn auch sonst entstehen oft genug zweifellos primordiale Knorpelstücke ontogenetisch recht spät, z. B. der Processus pterygopalatinus des Palatoquadratums der *Salamandra*.

So, glaube ich, wird es berechtigt erscheinen, wenn ich sage, daß die Ableitung des in Rede stehenden Knorpelstückes von dem vorderen Teile der Pterygopalatinspange durchaus nicht etwa unmöglich ist, sondern sehr wohl möglich. Wir können uns vorstellen, daß dieser Knorpel, nach Gewinnung neuer topographischer Beziehungen, deren Möglichkeit vielleicht mit dem Verluste des Transversums zusammenhing und geschaffen wurde, und nach Ablösung von dem Hauptteile der Pterygopalatinspange (s. das angegebene Verhalten in *Hatteria*; auch wäre an das Verhalten bei Urodelen zu erinnern, bei welchen der Processus pterygopalatinus aus einzelnen hintereinandergelegenen Knorpelstücken bestehen kann), unter dem Einflusse der Tätigkeit des Unterkiefers und der Beziehungen zum Pterygoid (s. Textfig. 170, p. 284), erhalten geblieben und in eine andere Funktion eingetreten ist, welche durch seine Lage einmal zwischen Pterygoid und Mundhöhle, dann zwischen Unterkiefer (Processus coronoides) und Pterygoid bestimmt wird und mit den Gleitbewegungen des Unterkiefers in Zusammenhang steht.

2. Mandibula primordialis s. Cartilago Meckelii (Meckel'scher Knorpel).

Der Meckel'sche Knorpel besteht, wie in der ganzen Gnathostomenreihe, aus einem mehr massiv gestalteten Gelenkstücke (Pars articularis) und einem von diesem ausgehenden und nach vorn ziehenden, langen, stab- oder spangenförmigen Stücke (welches vielleicht als Pars fibularis od. dergl. bezeichnet werden könnte). Die Gesamtlänge des Knorpels beträgt in der Modellserie 6960 μ (also 6,96 mm). Davon entfallen: auf das Gelenkstück rund 1500, auf die Spange 5460 μ.

Der Spangenteil ist, auf dem Querschnitte, im allgemeinen ungefähr oval geformt, indem der dorsoventrale Durchmesser größer ist als der Querdurchmesser. Die mediale Seite ist an manchen Stellen, namentlich gegen vorn zu, etwas mehr abgeplattet als die laterale, die obere (dorsale) Kante vielfach etwas schärfer als die untere (ventrale), die dorsoventrale Achse des Knorpels auf dem Querschnitte etwas schräg gestellt, in der Richtung von dorsallateral nach ventralmedial, und zwar in den vorderen Teilen mehr als in den hinteren, unmittelbar vor dem Gelenkstücke gelegenen.

Der vorderste Abschnitt des Spangenteiles ist etwas abwärts gerichtet und verschmilzt mit demjenigen der anderseitigen Spange zu einer auffallend langen, hyalinknorpeligen, nach vorn zu sich allmählich verjüngenden Symphyse.

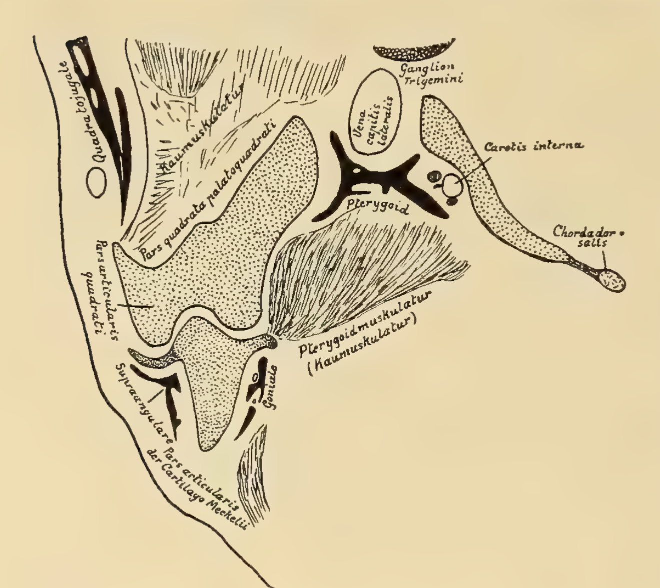
Daß die beiden Spangen, von den Gelenkstücken an, gegen die Symphyse hin, bis zum gegenseitigen Zusammenschlusse, allmählich konvergieren, ist selbstverständlich.

Die Symphyse hat eine Länge von 2100 μ (2,1 mm); bei 6960 μ Gesamtlänge des Meckel'schen Knorpels gewiß auffallend groß. Im caudalen Teile, auf etwa 720 μ langer Strecke, ist das Symphysenstück auf der dorsalen Seite konkav, auf der ventralen konvex. Auf der nächsten, nach vorn folgenden Strecke, von etwa 240 μ Länge, sind die dorsale und ventrale Seite vollständig eben, so daß also auf dem Querschnitte eine quer horizontale, ebene Platte, mit abgerundeten Seitenrändern, zustande kommt. Der dann folgende, vorderste Abschnitt ist auf der dorsalen Seite leicht konvex, auf der ventralen hinten noch eben, dann, weiter nach vorn zu, leicht konkav, ganz vorn, an der äußersten Spitze, wie die dorsale Seite, leicht konvex. Als Ganzes ist der Symphysenteil derartig geformt, daß er hinten vergleichsweise sehr breit ist und nach vorn zu allmählich in eine ((leicht abgestumpfte) Spitze ausläuft; also die Form eines Dreieckes, oder eines, in dorsoventraler Richtung plattgedrückten, Kegels hat, mit caudalwärts gerichteter Basis und vorwärts gerichteter Spitze.

An dem 15½ cm langen Unterkiefer einer erwachsenen *Midas* finde ich auch vom Spangenteile des Meckel'schen Knorpels Reste erhalten vor; insbesondere ein über 3 cm langes Stück im Bereiche des Foramen

alveolare inferius des Dentale, sowie ein etwa 2 cm langes Stück in Zusammenhang mit dem Articulare. Beide Stücke stoßen beinahe aneinander. Das dem Articulare angeschlossene Stück macht den Eindruck, als sei es verknöchert, und ist es wahrscheinlich auch; doch kann ich eine bloße Verkalkung nicht ganz ausschließen, da mir eine genauere Untersuchung, aus äußeren Gründen, leider nicht möglich ist. Das vordere Ende dieses Stückes liegt etwa 3,3 cm vor dem caudalen Ende des basalen (angulären) Fortsatzes des Dentale und erstreckt sich außerdem bis ins Bereich des caudalen Teiles des aufsteigenden Fortsatzes dieses Deckknochens. — In dem vorderen Stücke befindet sich ebenfalls eine, etwa 1½ cm lange, Stelle, welche verknöchert erscheint, wahrscheinlich aber nur verkalkt ist. — Sonst ist an den mir vorliegenden großen Unterkiefern nichts mehr vom Spangenteile erhalten. Doch soll damit nicht gesagt sein, daß dies den natürlichen Verhältnissen entspräche: ich weiß nicht, ob etwas und wie viel etwa vom Spangenteile bei der, nicht von mir vorgenommenen, Maceration verloren gegangen ist.

Das Gelenkstück ist von unregelmäßiger Gestalt: ventralwärts ist es keilförmig zugeschärft, dorsal trägt es eine breite Basis, welcher die Gelenkfläche zukommt, an der caudodorsomedialen Ecke entsendet es einen kurzen Processus retroarticularis caudalwärts (Fig. 1 Taf. 1).



Textfig. 171. Aus einem Querschnitte durch die Gegend des Kiefergelenkes des Modellembryos (Msl. = 15,5 mm) der *Chelone imbricata*.

Die Gelenksfläche besitzt, etwa in der Mitte, eine längsverlaufende Leiste (Textfig. 171, p. 286), welche in die zwischen den beiden Gelenkhöckern der Pars articularis des Quadratknorpels befindliche, ebenfalls längsverlaufende Kehlfurche hineinragt. Diese Gelenksleiste, welche zweifellos die Aufgabe hat, der seitlichen Verschiebung der Gelenkflächen, in der Richtung der Gelenksachse, entgegenzuwirken, liegt über der Hauptmasse des ganzen Gelenkstückes, deren obersten Teil sie bildet. Will man ganz genau sein, so darf man nicht unmittelbar von einer längsverlaufenden oder sagittal gestellten Gelenksleiste der Pars articularis Cartilaginis Meckelii sprechen, und auch nicht von einer längsverlaufenden oder sagittal gestellten Kehlfurche der Gelenksfläche des Quadratknorpels: denn beide sind ein wenig schräg gestellt, in der Richtung von caudallateral nach oralmedial; d. h.: sie haben eine Richtung, welche mit der Stellung der beiden Unterkiefer übereinstimmt.

Seitlich von der Gelenksleiste der Pars articularis liegen nun zwei, dorsalwärts konkave Gruben, zur Aufnahme der beiden Gelenkshöcker des Quadratknorpels bestimmt (Textfig. 171, p. 286)[1].

Die mediale Grube erstreckt sich etwas weiter caudalwärts als die laterale, bis auf die Wurzel des Processus retroarticularis; und unterscheidet sich auch noch dadurch von der lateralen Grube, daß sie mehr im Gebiete der massiven Hauptmasse der Pars articularis liegt, die laterale hingegen, in der Hauptsache wenigstens, auf einer seitlichen, wie ein Fortsatz vom Körper des Gelenksteiles ausgehenden Knorpelplatte (Textfig. 171, p. 286).

Von dieser die laterale Gelenksgrube tragenden Knorpelplatte sind drei Eigentümlichkeiten besonders erwähnenswert und zu betonen: 1. erstreckt sie sich, im vollentfalteten Zustande, ein relativ großes Stück weit, in der Modellserie schon 300—350 μ weit, nach vorn über die Gelenkshöhle und Gelenkshöcker des Quadratum-

[1] Nebenbei sei hier bemerkt, daß am macerierten Schädel, nach Verlust des Knorpelüberzuges der Gelenksflächen, der laterale Gelenkshöcker des Quadratbeines nach unten konvex, der mediale aber leicht konkav ist.

knorpels hinaus; 2. liegt sie einem Deckknochen des Unterkiefers, dem Supraangulare, welches, eigens zu diesem Zwecke, an der betreffenden Stelle seinen oberen Rand verbreitert und pfannenartig gestaltet hat, von oben her auf (Textfig. 171, p. 286); 3. steht sie noch auf der Stufe der Modellserie in dem Grade der histiologischen Differenzierung gegen die übrigen Teile der Pars articularis zurück: während alle anderen Teile bereits aus vollentwickeltem, reifem Hyalinknorpel bestehen, ist diese laterale Platte größtenteils erst im Zustande des Jungknorpels, ja teilweise noch auf der Grenze gegen das Vorknorpelstadium hin (in Textfig. 171, p. 286, durch dichtere Lagerung der Punkte angedeutet).

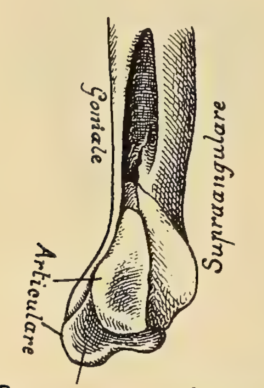
Die zuletztgenannte Erscheinung hat ihre Bedeutung darin, daß durch sie die Knorpelplatte sich als ontogenetisch sekundär hinzugekommener Teil erweist; eine Ansicht, welche dadurch zur Gewißheit wird, daß bei einem etwas jüngeren Embryo, mit 10,7 mm Msl, die Anlage der Platte, soweit sie überhaupt schon gut zu erkennen ist, sich erst auf der Stufe des Blastems befindet, während alle anderen Teile der Pars articularis bereits knorpelig sind. Es werden also bei *Chelone imbricata* durchaus nicht alle Teile der Pars articularis Cartilaginis Meckelii und des späteren Articulare in der Ontogenese gleichzeitig angelegt und ausgebildet. Ein sehr wichtiger, an dem Aufbaue des späteren Kiefergelenkes, und zwar in sehr erheblichem Maße beteiligter Teil — derselbe trägt später fast eine ganze Hälfte des Gelenkes, und zwar die laterale — entsteht ontogenetisch auffallend spät, ist erst auf der Stufe des Blastems, wenn die übrigen Teile schon knorpelig sind. — Dazu kommt nun noch ein sehr auffallendes histiologisches Verhältnis: Im reifen Zustande geht die Knorpelplatte, wie aus Textfig. 172 a—c, p. 287, deutlich erhellt, mit ihrem Rande unmittelbar in das Periost des Supraangulare über, so daß sie mit diesem innerhalb der gleichen Umhüllung zu liegen scheint. Das Blastem nun vollends, welches bei etwas jüngeren Embryonen, mit 8,5 und 10,7 mm Msl, die erste Anlage dieser lateralen Knorpelplatte bildet, hängt zwar mit dem Articularknorpel zusammen, aber ebenso auch mit der Anlage des Periostes, also der osteoblastischen Schicht des Supraangulare. Ja ich finde, daß an vielen Stellen der Zusammenhang mit der letzteren stärker erscheint als derjenige mit dem Articularknorpel. Es ist an diesen Stellen unmöglich, das chondroblastische Gewebe, aus welchem später die Knorpelplatte hervorgeht, auch nur irgendwie von dem osteoblastischen Gewebe des Supraangulare abzugrenzen oder gar zu trennen; so innig sind beide miteinander verbunden. Sie erscheinen geradezu wie ein einheitliches Gewebe, etwa gerade so, wie man es in dem Verhältnis der Condylusknorpelanlage zum Unterkieferdeckknochen der Säuger zu sehen gewöhnt ist. Ich komme im zweiten Teile der Arbeit noch darauf zurück und werde dort das Gesagte durch Abbildungen belegen. Trotz alledem zweifelt niemand daran, daß diese laterale Knorpelplatte sich von der Pars articularis Cartilaginis Meckelii herleitet, zu dieser, und damit zum Primordialskelette überhaupt, gehört. — Wenn nun diese Platte sich ontogenetisch als ein neu und spät hinzugekommener Teil erweist, so dürfte es sich phylogenetisch damit ebenso verhalten: auch phylogenetisch dürfte die Platte erst sekundär, als Neuerwerbung, hinzugekommen sein;



Textfig. 172 a—c. 3 Schnitte durch das Gelenkstück des Meckelschen Knorpels und die demselben benachbarten Deckknochen des reifen Fetus der *Chelone imbricata*. a liegt im Bereiche des Gelenkes; b unmittelbar vor dem Gelenke; c im vordersten Teile des Articularknorpels.

damit aber auch die durch sie vermittelte eigentümliche Beziehung des Gelenkstückes zu dem genannten Deckknochen des Unterkiefers, dem Supraangulare. Auf die Bedeutung, welche diese Tatsachen, der genetisch sekundäre Charakter der lateralen Knorpelplatte der Pars articularis, ihr ontogenetisch spätes Auftreten, ihre eigentümlichen Beziehungen zu einem Deckknochen des Unterkiefers, ihre Beteiligung an der Zusammensetzung der Gelenkskomponenten, sowie die durch sie vermittelte Unterstützung, welche ein Deckknochen des Unterkiefers der Bildung des Kiefergelenkes zuteil werden läßt, in vergleichend-anatomischer Hinsicht gewinnen können, komme ich noch zurück.

Beim reifen Fetus ist diese laterale Platte hyalinknorpelig, wie alle anderen Teile des Gelenkstückes auch, groß entwickelt, ragt auch hier vorn über das Gelenk hinaus, und liegt der in ihrem Bereiche sehr verbreiterten und konkav ausgehöhlten oberen Fläche des Supraangulare auf. Die Verknöcherung des Gelenkstückes hat noch nicht begonnen. Dagegen ist eine wichtige Veränderung in dem Verhältnis zwischen Supraangulare und lateraler Knorpelplatte des Articularknorpels zu verzeichnen: Der Deckknochen hat sich an manchen (nicht an allen) Stellen dem Knorpel der Platte so genähert, daß von der sonst beide voneinander trennenden Bindegewebsschicht an diesen Stellen nur noch Spuren vorhanden sind, der Deckknochen also schon fast nach Art einer perichondralen Knochenlamelle im Sinne der primären Verknöcherungsart dem Knorpel aufliegt. Es betrifft dies, beim reifen Fetus, nur einige Stellen; so besonders im Bereiche des vorderen Teiles des medialoberen Randes der Supraangularplatte und des entsprechenden Teiles der Unterseite der Wurzel der Knorpelplatte; was man aus Textfig. 172 a—c, p. 287, leicht ersehen kann. Aber auch andere Stellen lassen eine solch außerordentliche Annäherung des Deckknochens an den Knorpel erkennen.



Textfig. 173. Gelenkgegend des Unterkiefers einer erwachsenen *Chelone imbricata* von oben gesehen.

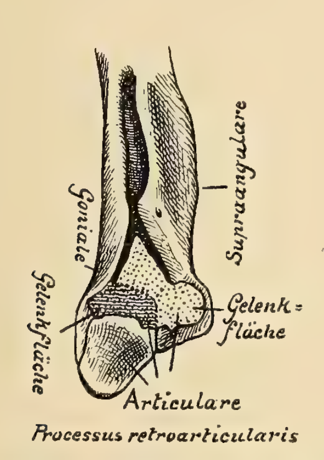
Offenbar ist damit eine Verschmelzung der beiden heterogenen Skelettstücke angebahnt. Doch kann ich leider nicht sagen, wie sich die Dinge weiter entwickeln; vor allem nicht: ob es, wie ich, auf Grund noch anzugebender Befunde an *Midas*, vermuten möchte, zu einer innigen Verschmelzung zwischen Supraangulare und Knorpelplatte, und in welcher Ausdehnung etwa, kommt. Es stehen mir nur die Unterkiefer einer einzigen erwachsenen *Imbricata* zur Verfügung und an diesen ist, bei der Maceration, aller Knorpel verloren gegangen oder entfernt worden.

An diesem erwachsenen *Imbricata*-Unterkiefer ist das Articulare vergleichsweise klein; was übrigens auch bei anderen Schildkröten vorkommt. Der Processus retroarticularis ist mitverknöchert und, verglichen mit dem Processus (oder besser eigentlich Pars) retroarticularis zweier mir vorliegender, sehr großer Unterkiefer erwachsener *Midas*, klein; wie ich denn überhaupt, an meinem Materiale, die Form des Articulare und der Gelenksfläche bei *Imbricata* in manchem doch anders gestaltet finde als bei *Midas*. Da der Gelenksknorpel vollständig entfernt ist, so kommt die Fläche des Supraangulare, welche sich, durch Tragen der seitlichen Knorpelplatte des Articulare, an der Bildung und dem Aufbaue des Kiefergelenkes beteiligt, frei zum Vorscheine (Textfig. 173, p. 288), und läßt erkennen, daß sie nur ganz wenig kleiner ist als die Fläche des knöchernen Articulare selbst, welche, ebenfalls einen Knorpelüberzug tragend, an der Bildung des Gelenkes beteiligt ist. Die Gelenksflächen des Supraangulare und Articulare liegen so zueinander, daß die erstere lateral und ein wenig weiter vorn, die letztere medial und etwas weiter hinten (caudal) gelegen ist.

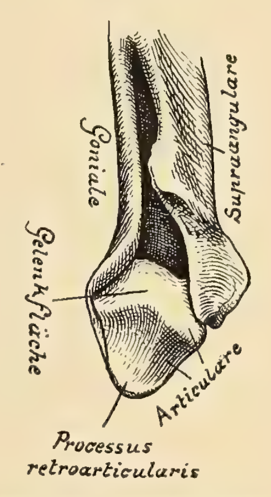
Ich kann nun diese Befunde an dem, leider geringen, *Imbricata*-Materiale ergänzen durch Befunde an dem Articulare der Unterkiefer vierer *Midas* (zusammen also 8 Unterkiefer), und zwar, wie ich glaube, in nicht unwichtiger Weise, vor allen Dingen deswegen, weil bei diesen an vielen Stellen der Knorpel nicht mit wegmaceriert worden ist. Auf Unterschiede in den äußeren Formverhältnissen nehme ich dabei keine Rücksicht.

Die Längenverhältnisse der vier verschiedenen (Doppel-)Kiefer, die Länge gemessen in gerader Linie von der äußersten vorderen Spitze der Symphyse bis zum hinteren Ende des Processus retroarticularis, sind folgende: 1. der kleinste Kiefer ist etwa $9\frac{3}{4}$, 2. der zweitkleinste 11, 3. der dritte 15, der größte $15\frac{1}{4}$ cm lang.

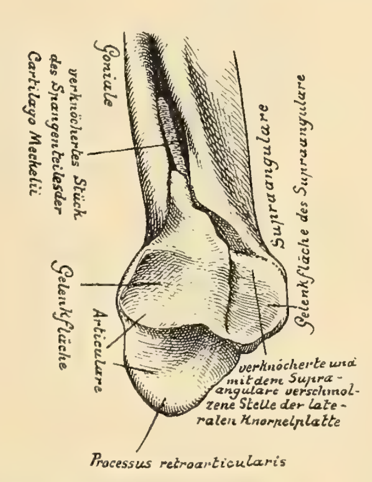
An dem kleinsten Unterkiefer ist das Articulare noch in großer Ausdehnung knorpelig (Textfig. 174, p. 289); knöchern ist nur der Processus retroarticularis (in ganzer Ausdehnung) und von dem im Bereiche des Gelenkes gelegenen Körperteile nur der caudale, unmittelbar an den Processus retroarticularis vorn anschließende Abschnitt, natürlich ausgenommen den Knorpelüberzug, welcher diesem Gebiete der Gelenksfläche zukommt. In Textfig. 174 (p. 289) ist der Umfang dieses im Bereiche des Gelenkes gelegenen knöchernen Teiles daran kenntlich gemacht, daß in seinem Bereiche der Knorpelüberzug nicht bloß, wie an den anderen Stellen, punktiert ist, sondern zugleich auch schraffiert. Im übrigen ist der ganze vordere Abschnitt des Körpers, sowie die große laterale, auf dem Supraangulare liegende, und eine ähnliche, aber kleinere, mediale, auf dem Goniale liegende



Textfig. 174. Gelenkgegend des $9\frac{3}{4}$ cm langen Unterkiefers einer *Chelone midas* von oben gesehen. Punktiert: Knorpel. Punktiert und schraffiert: auf der Oberfläche Knorpel, in der Tiefe Knochen.



Textfig. 175. Gelenkgegend des 11 cm langen Unterkiefers einer *Chelone midas* von oben gesehen.



Textfig. 176. Gelenkgegend des 15 cm langen Unterkiefers einer *Chelone midas* von oben gesehen.

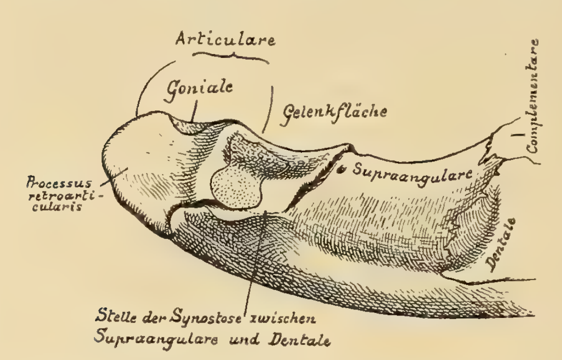
Platte des Articulare noch knorpelig (in Textfig. 174, p. 289, einfach punktiert). Der Knochenteil des Gelenkstückes ist hier also vergleichsweise noch sehr klein, in der Hauptsache, wenn auch nicht ausschließlich, auf die hinter dem Gelenke gelegenen Teile beschränkt.

Am zweitkleinsten Kiefer liegen die Dinge noch nicht viel anders. Textfig. 175 (p. 289) zeigt die betreffenden Verhältnisse: der Knorpel ist ganz wegmaceriert; im übrigen ergibt alles eine Vergleichung mit Textfig. 174 (p. 289).

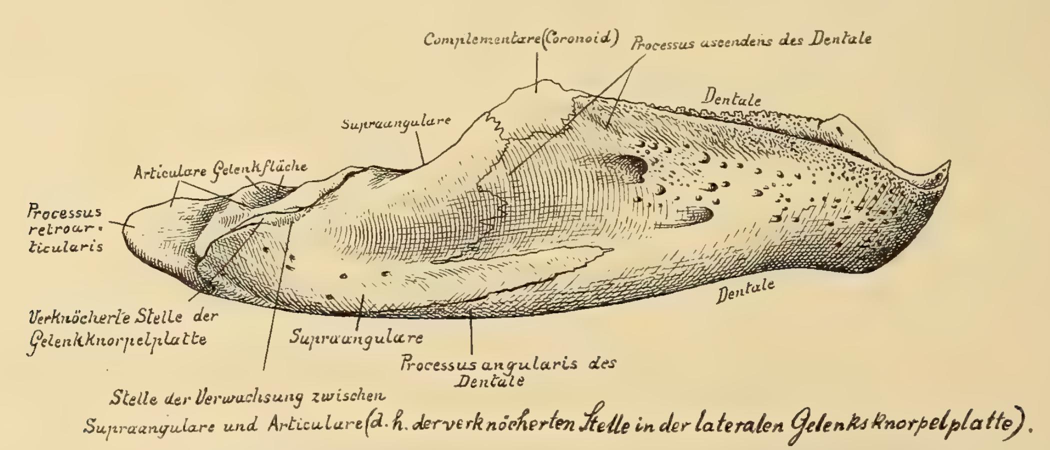
Am dritten und vierten Kiefer dagegen ist das knöcherne Articulare vergleichsweise sehr groß: es erstreckt sich jetzt unter dem ganzen Gelenke nach vorn und über das Gelenk hinaus bis in den Bereich des Anfangstückes des Spangenteiles des Meckelschen Knorpels, zu welchem dann noch das bereits genannte verknöcherte, dem Articulare unmittelbar angeschlossene Stück des Spangenteiles selbst hinzukommt.

An 3 (Textfig. 176, p. 289) fehlt der Gelenksknorpel, da derselbe bei der Maceration entfernt worden ist; an 4 ist er vorhanden. An 3 ist das Supraangulare vom knöchernen Articulare, mit Ausnahme einer noch näher anzugebenden Stelle, durch Naht vollständig getrennt, man erkennt daher, daß die Gelenksfläche des Articulare wesentlich größer ist als diejenige des Supraangulare, im Gegensatze zu meinem Befunde an dem *Imbricata*-Unterkiefer.

In 4 (Textfig. 177, p. 290) ist, wie gesagt, der Gelenksknorpel erhalten; es liegen also vollständige Verhältnisse vor. An denselben sind bemerkenswerte Einzelheiten zu erkennen. Der Knorpel erstreckt sich tatsächlich nur über das Bereich des Gelenkes und überzieht hier die längsverlaufende Gelenksleiste sowie die Flächen der beiden seitlich von derselben gelegenen Gelenksgruben. Sowohl die mediale kleine, dem Goniale aufliegende, wie die laterale große, dem Supraangulare aufliegende Platte des Articulare zeigt, außer dem Knorpelüberzuge, verknöcherte Teile. Besonders wichtig ist das diesbezügliche Verhalten der lateralen, dem Supraangulare angefügten Platte. Ich habe oben gesagt, daß dieselbe sich nach vorn zu ein gutes Stück weit über den Bereich des Gelenkes hinaus ausdehnt. Dieser vordere Teil der lateralen Knorpelplatte ist, vor dem Gelenke und auch noch etwas in dem Bereiche desselben, verknöchert und mit der das Gelenk unterstützenden Oberfläche des Supraangulare synostotisch verbunden, also verwachsen. Eine sehr deutliche, an der lateralen Seite gelegene, medialwärts und nach vorn zu in die Naht zwischen Articulare und Supraangulare übergehende Oberflächenfurche (in Textfig. 177, p. 290, punktiert) gibt die Grenze an zwischen den miteinander synostotisch verbundenen Teilen der beiden genetisch sich fremden Knochenstücke. — Ganz ähnlich ist, auf der gleichen (lateralen) Seite, im Bereiche des caudalen Teiles des Gelenkes, ein, jedoch wesentlich kleinerer Teil der Platte ebenfalls verknöchert und mit dem Supraangulare verwachsen. — Auch auf der medialen Seite ist ein Teil der kleineren medialen Knorpelplatte verknöchert und mit dem Goniale verschmolzen. — Der verknöcherte Teil sowohl der lateralen wie auch der medialen Platte hängt mit dem übrigen knöchernen Articulare ununterbrochen zusammen. Nichts weist in diesem fertigen Zustande auf eine selbständige, d. h. von derjenigen des Hauptstückes des Articulare unabhängig erfolgte Verknöcherung der seitlichen knöchernen, aus den platten-



Textfig. 177. Gelenkgegend des 15¼ cm langen Unterkiefers einer *Chelone midas* von der Seite und etwas von oben gesehen.



Textfig. 178. Der 15 cm lange Unterkiefer einer *Chelone midas* in lateraler Ansicht (das gleiche Präparat wie in Textfig. 176). Bei der Reproduktion entsprechend (etwa auf ⅗) verkleinert.

förmigen Fortsätzen des Articularknorpels hervorgegangenen Teile hin. — An dem 3. Unterkiefer nun (Textfig. 178, p. 290), an welchem der Gelenksknorpel fehlt, sind aber doch die in den seitlichen Platten entstandenen Verknöcherungsprodukte vorhanden. Besonders bemerkenswert ist das Verhalten des vorderen, vor dem Gelenke gelegenen Stückes der Verknöcherungszone der lateralen Platte: dasselbe ist auch hier mit dem Supraangulare synostotisch (Textfig. 178, p. 290) verbunden, aber von den übrigen Teilen des knöchernen Articulare getrennt (Textfig. 176, p. 290), so daß die Naht zwischen Supraangulare und Articulare auch zwischen diesen beiden

Articularteilen hindurchgeht und die fragliche Knochenplatte, trotz der oben bei 4 erwähnten, auch hier vorhandenen Oberflächenfurche, wie ein Teil des Supraangulare erscheint. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß hier ein Kunstprodukt vorliegt, entstanden bei der Maceration, dadurch, daß die mit dem Hauptstücke des knöchernen Articulare verbindende Brücke zerstört wurde. Jedoch ist dies nur Vermutung, da mir unmittelbare Beobachtungen über den Gang der Verknöcherung fehlen.

Es ergibt sich also die Frage, von wo aus die Verknöcherung der seitlichen, dem Supraangulare angefügten Platte des Articularknorpels eingeleitet wird und entsteht. Drei Möglichkeiten liegen vor: 1. die Verknöcherung beginnt selbständig, unabhängig von der Verknöcherung der übrigen Articularteile; 2. sie erfolgt im unmittelbaren Anschlusse an die Verknöcherung der übrigen Articularteile, als deren unmittelbare Fortsetzung in die seitliche Platte hinein; 3. sie erfolgt im Anschlusse an die Knochenbildung im Bereiche des Supraangulare, als deren Fortsetzung in den Knorpel hinein. Welche der drei Möglichkeiten tatsächlich zur Verwendung kommt, könnte nur die unmittelbare Beobachtung ergeben. Ich halte einstweilen, solange keine gegensätzliche Beobachtung entgegensteht, die Verwendung der unter 2 genannten Möglichkeit für am wahrscheinlichsten. Doch ist dieselbe noch nicht bewiesen. Setzt man diesen Verknöcherungsmodus als wirklich vorhanden voraus, dann ist eine sekundäre synostotische Verbindung mit dem Knochen des Supraangulare anzunehmen, dadurch zustande gekommen, daß die beiden, in der Knorpelplatte und im Supraangulare gelegenen Knochenteile, das trennende Bindegewebe durchsetzend und unterdrückend, sich miteinander vereinigten. — Es liegt hier also für die unmittelbare Beobachtung des Entwicklungsganges noch ein freies Feld offen.

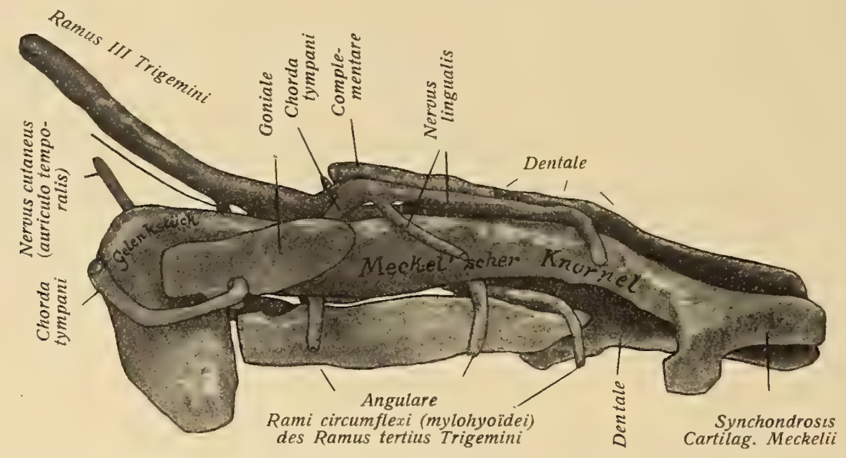
Auf alle Fälle erscheinen mir die Beteiligung des Supraangulare, also eines Deckknochens des Unterkiefers, an der Bildung der Grundlage des Kiefergelenkes in solch ausgedehntem Maße wie bei *Chelone imbricata*, die soeben von *Midas* angegebene synostotische Verbindung dieses Deckknochens mit dem ihm aufgelagerten Teile des knöchernen Articulare, sowie die Überziehung des Deckknochens mit einer dem Gelenkstücke des Meckel'schen Knorpels zugehörigen Knorpelplatte in solch ausgedehntem Maße von hohem Interesse und bedeutender Wichtigkeit.

Hier ist der Ort, darauf aufmerksam zu machen, daß bekanntlich auch bei Krokodilen ein ähnliches Verhältnis zwischen Supraangulare und Articulare angetroffen wird wie bei *Chelone*.

An dem mir vorliegenden, etwa 15½ cm langen (in gerader Linie gemessen) Unterkiefer eines jungen *Alligator lucius* ist eine Beteiligung des Supraangulare an dem Aufbau der Grundlage des Kiefergelenkes, im Sinne des oben für *Chelone* Angegebenen, mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit und Klarheit festzustellen, wenngleich in wesentlich geringerem Maße als bei *Chelone*, besonders *Imbricata*. Und in der Serie des früher schon einmal genannten, 5½ cm langen Krokodilembryos finde ich, daß sich (s. Fig. 9 und 10 auf Taf. 6) auch bei diesem Tiere eine, vom Articularknorpel ausgehende, sich lateral- und vorwärts ausdehnende Knorpelplatte auf das Supraangulare legt. Diese Knorpelplatte zeigt in der Serie noch eine unreifere histiologische Beschaffenheit als die übrigen Teile des Articularknorpels, welche schon reif hyalinknorpelig sind, und erweist sich dadurch auch hier als sekundär hinzugekommener Teil; auch hier erstreckt sie sich mit einem Zipfel über die vordere Grenze des embryonalen Gelenkes hinaus, und zeigt weiter eine sehr bemerkenswerte Eigentümlichkeit: die lateraluntere Seite des vorderen Zipfels geht, nach vorn zu, unmittelbar, ohne scharfe Grenze, in das embryonale Periost des Supraangulare über, liegt also in demselben, oder fällt mit demselben zusammen, so daß man, würde einen der weiter zurückliegende Zusammenhang mit dem Körper des Articularknorpels nicht eines anderen belehren, den Eindruck gewönne, als seien die betreffenden Knorpelabschnitte im Perioste des Supraangulare entstanden, also „periostaler Knorpel". — Erwähnt zu werden verdient noch, daß an dem vorhin genannten Unterkiefer eines jungen Alligators das caudale Ende des aufsteigenden Astes des Dentale vom vorderen Rande der Gelenkfläche des Articulare nur etwa 1½ cm weit entfernt bleibt, und daß dasselbe auf der medialen Seite des Supraangulare und in gleicher Flucht mit dem oberen

l a t e r a l e n R a n d e d e r G e l e n k f l ä c h e d e s A r t i c u l a r e liegt. Da das Dentale, in gerader Linie gemessen, an diesem Unterkiefer etwas über 14 cm lang ist, so erkennt man, welch relativ geringer Vergrößerung desselben, und zwar in caudaler Richtung, es nur bedürfte, damit es das Articulare erreichte, insbesondere denjenigen Knorpelteil desselben, welcher sich auf die an der Gelenkbildung beteiligte Fläche des Supraangulare legt.

Das Articulare der *Chelone* wird auf der lateralen Seite vom Supraangulare, auf der medialen vom Goniale (Postoperculare), auf der ventralen (unteren) vom Angulare, und zwar immer von den caudalen Teilen dieser Deckknochen, mehr oder weniger vollständig bedeckt. Das Dentale (Textfig. 178, p. 290) erstreckt sich an der Basis, also dem Unterrande, des Unterkiefers, zwischen Supraangulare und Angulare, mit einem Fortsatze (Processus angularis in Textfig. 178, p. 290) soweit caudalwärts, daß es mit dem hinteren Ende in eine Ebene zu liegen kommt, welche durch den vorderen Teil des Kiefergelenkes hindurchgeht. Der aufsteigende Fortsatz des



Textfig. 179. Modell des Unterkiefers, der Zweige des dritten Trigeminusastes und der Chorda tympani eines *Podocnemis*-Embryos (spec.?) von etwa $2\frac{1}{2}$ cm größter Länge, in medialer Ansicht. Das Modell wurde bei 25facher Vergrößerung hergestellt, in der Abbildung stark (auf etwa $\frac{4}{5}$) verkleinert.

Dentale bleibt, mit seinem caudalen Ende, an dem mir vorliegenden, etwa 12 cm langen *Imbricata*-Unterkiefer, etwa $2\frac{1}{2}$ cm entfernt vom Vorderrande der Gelenkfläche des Articulare, aber nur 2 cm vom Vorderrande des Articulare überhaupt. An den beiden größten, der oben genannten *Midas*-Unterkiefer (Textfig. 178, p. 290) betragen diese Entfernungen: 2,75 und 1 cm für den 15 cm langen, und 3,5 und 1,3 cm für den $15\frac{1}{2}$ cm langen Kiefer. Zwischen den unteren Rand des aufsteigenden und den lateraloberen Rand des basalen, als Processus angularis zu bezeichnenden und dem gleichnamigen Fortsatze des Säugerunterkiefers, soweit derselbe nicht etwa knorpelig vorgebildet ist, wohl homologen Fortsatzes des Dentale schiebt sich ein starker, vorwärts gerichteter Fortsatz des Supraangulare ein. Die obere caudale Ecke des aufsteigenden Dentalefortsatzes legt sich, von der lateralen Seite her, an das Complementare (Coronoid) an, sich so an der Bildung des Coronoidfortsatzes beteiligend (Textfig. 178, p. 290), die untere caudale Ecke liegt in einer Flucht mit dem vorderen lateralen Teile des Articulare, also der auf dem Supraangulare gelegenen Platte. Im übrigen gehe ich auf die Deckknochen jetzt nicht weiter ein, da das Nähere in einem späteren Teile der Arbeit darzulegen ist. Nur das eine sei bereits hier noch hervorgehoben, daß bei *Chelone*, anders als beim Alligator, der caudale Rand des aufsteigenden Dentalefortsatzes l a t e r a l vom Supraangulare liegt.

Hier sei noch bemerkt, daß das von mir hergestellte Modell eines embryonalen *Podocnemis*-Unterkiefers (mit den Deckknochen, allen Verzweigungen des dritten Trigeminusastes und dem Verlaufe der Chorda tympani), welches im zweiten Teile dieser Arbeit besprochen, aber bereits hier wenigstens e i n Mal, nämlich in mediale

Ansicht, abgebildet werden soll (s. Textfig. 179, p. 293), einen starken, abwärts gerichteten Fortsatz des Articularknorpels zeigt, in ähnlicher Weise, wie bei den Mammalia vom Caput mallei das Collum mallei abgeht.

Zum Schlusse noch ein paar Worte über die Anheftung der vom Trigeminus versorgten Kaumuskulatur, soweit dieselbe am Primordialskelette des Unterkiefers geschieht. Über ihr Verhältnis zu den Deckknochen wird später zu sprechen sein. Ich beziehe mich dabei auf die Verhältnisse, wie sie in meiner Serie des reifen *Imbricata*-Embryos zu erkennen sind. Die Muskulatur erstreckt sich sowohl caudal- wie oralwärts weit über das Gebiet des Gelenkes hinaus; es bieten demnach der Processus retroarticularis, der mediale Rand des Körpers des Articularknorpels (nebst dem oberen Rande des Goniale s. Postoperculare) medialseitlich von dem Gelenke, der obere Rand des Articularknorpels vor dem Gelenke, und, daran anschließend, ein Stück weit auch der obere Rand des Spangenteiles des Meckel'schen Knorpels ihre Flächen zur Anheftung der Muskulatur dar.

Schon aus diesen kurzen, sich nur auf das Knorpelskelett beziehenden Angaben geht hervor, daß die Kaumuskulatur nicht nur am Articulare ansetzt, sondern auch vor demselben am Kieferskelett. Neben dem Knorpelskelett kommen noch, und zwar in sehr ausgedehntem Maße, die Deckknochen des Unterkiefers als Stätten der Anheftung der Kaumuskulatur in Betracht, wie ich es später im einzelnen beschreiben werde.

Im allgemeinen ist dies längst bekannt und auch ich selbst habe es schon früher einmal (1909, Archiv f. Anatomie, Suppl., p. 174 und 175) für einen besonderen Teil dieser Kaumuskulatur, nämlich die mediale Gruppe derselben, und zwar von *Hatteria*, *Lacerta* und *Emys*, angegeben, dabei ausdrücklich hervorgehoben und beschrieben, daß sich dieser Teil der Kaumuskulatur, außer an dem Articulare, auch an anderen Teilen des Unterkiefers festheftet: am Spangenteile des Meckel'schen Knorpels vor dem Gelenke, sowie an Deckknochen, insbesondere Postoperculare (von Gaupp inzwischen Goniale genannt) und eventuell noch Angulare. Um so mehr muß es auffallen, daß Gaupp, in seiner neuesten Arbeit (1912/13, p. 139), in der Polemik gegen mich, äußert, Fuchs scheint „der Ansicht zu sein, daß bei den Reptilien alle Kaumuskeln an dem Articulare ansetzen". Ich glaube, nach dem Gesagten könnte selbst dieser Schein eigentlich nicht aufkommen. Daß ein großer Teil der Kaumuskelmasse vor dem Gelenke und nicht an dem Articulare ansetzt, und daß ich dies weiß und auch schon früher, vor Gaupp's letzter Arbeit, wußte, geht aus dem soeben Angegebenen und meinen früheren Ausführungen ohne weiteres hervor und hätte Gaupp denselben entnehmen müssen; und auch das ist auch mir „längst bekannt", daß ein Teil dieser vor dem Gelenke sich anheftenden Muskelmasse sich „in der Umgebung des ‚Processus coronoideus' ansetzt"; dies ist doch schon wiederholt von mir selbst angegeben und auch abgebildet (z. B. von *Hatteria* in der Textfig. 36 a und b auf p. 167 der vorhin erwähnten Arbeit aus 1909, Arch. f. Anatom., Suppl.) worden[1].

Vergleichend-anatomische Bemerkungen: 1. Die knorpelige Verwachsung der beiden Meckel'schen Knorpeln in der Symphysengegend. Bender gibt (1912, p. 41) für *Testudo graeca* an, daß „die beiden Unterkieferhälften" — gemeint sind damit die beiden Meckelschen Knorpeln, von welchen Bender häufig als von den „Unterkiefern" spricht; was man wohl nicht gut heißen kann — schon auf der Stufe des Vorknorpels sich vereinigen, „in Form einer medianen, dorso-ventral abgeflachten Gewebsplatte". Bender fährt dann (ebenfalls p. 41) fort: „Die beiden Unterkieferhälften verlieren bei *T. graeca* also frühzeitig ihre Beweglichkeit gegeneinander; der Unterkiefer wird beißkräftig. Diese Be-

[1] Überhaupt muß ich bei dieser Gelegenheit doch bemerken, daß diese neueste Arbeit Gaupp's, ebenso wie mehrere ihrer Vorgänger, nicht wenige durchaus unrichtige Darstellungen und Wiedergaben meiner Ansichten und Angaben enthalten, oder auch Darstellungen, welche wenigstens geeignet sind, bei dem Leser eine falsche Vorstellung von meinen Angaben und Ansichten hervorzurufen. Ich habe bisher darauf verzichtet, jemals darauf einzugehen, und will, abgesehen von den oben nachträglich, in Anmerkungen, mitgeteilten Beispielen, es vorläufig auch weiterhin so halten; in dem festen Vertrauen, daß die Zeit kommen wird, da sich dies alles von selbst regelt; gleichwie die Begleiterscheinungen dazu, z. B. die mehr als persönliche Polemik Bender's gegen angeblich von mir auf dem Münchener Anatomenkongreß (1912) gemachte, in Wahrheit aber von Bender frei erfundene Bemerkungen in Sachen der Bicolumella auris der *Emys* (vergl. meine diesbezüglichen Bemerkungen im Anat. Anz., Bd. 43 und 44).

obachtung steht mit der ebenfalls frühzeitigen Umwandlung des streptostylen Quadrats in den monimostylen Zustand in vollstem Einklang.“ Und später, p. 55, heißt es noch: „Der feste beißkräftige Kieferapparat entsteht also schon zu Beginn der Ontogenese des Skelettes. Die Entwicklung der Schildkröten führt in diesem Punkt demnach schon frühzeitig abseits und leitet nicht zu Säugerzuständen hinüber.“

Dazu habe ich folgendes zu bemerken:

Zunächst die „Streptostylie“ und „Monimostylie“ des Quadratbeins der Schildkröten betreffend verweise ich auf das, was ich oben, bei der Besprechung des Palatoquadratums (p. 247—249), über die diesbezüglichen Ausführungen Bender's gesagt habe.

Was sodann die Hinüberleitung zu Säugerzuständen betrifft, so möchte ich folgende allgemeine Bemerkung mir erlauben: Es wird natürlich niemand erwarten, daß man die Säugerzustände unmittelbar von den Schildkrötenzuständen herleite, und auch nicht, daß alle Säugerverhältnisse mehr oder weniger mit Schildkrötenverhältnissen übereinstimmen; denn es dürfte wohl niemanden geben, welcher behaupten wollte, die Mammalia stammten von Testudinata ab. Die Frage kann doch nur die sein, welche Gruppe der lebenden Reptilien, auf Grund ihrer gegenwärtigen Organisationsverhältnisse und ihrer mutmaßlichen phylogenetischen Vergangenheit und Verwandtschaft, den Säugern am nächsten steht. Und da meine ich doch, daß man diese Frage nur dahin beantworten kann, daß es die Schildkröten sind, welche die gesuchte Gruppe der lebenden Reptilien darstellen. Wenn auch nicht alle, so doch viele ihrer Organisationsverhältnisse, namentlich des Skelettes, weisen auf eine solche Beantwortung der Frage hin; ebenso auch ihre sehr wahrscheinlichen, relativ nahen Beziehungen zu den Theromorphen, zu welchen auch die Säuger Beziehungen haben, und unter denen die primitiveren Formen, wie die Pelycosaurier, auch noch einen kinetischen Schädel im Sinne des Versluys (1912, Festschr. f. Spengel, Zoolog. Jahrb., Suppl. XV, Bd. 2, p. 660—668), und zwar einen primär metakinetischen Schädel, besaßen, also mit einem dieser Schädelform entsprechenden beweglichen Quadratbeine ausgestattet waren; was auch für die Phylogenese der Mammalia von Wichtigkeit ist.

Was nun schließlich die Verwachsung der beiden Meckel'schen Knorpel in der Symphysengegend betrifft, so ist es doch längst bekannt, und auch neuerdings (1909) wieder von Voit, fürs Kaninchen, und von Kallius (1910, p. 257—263), fürs Schwein, dargetan worden, daß bei den Mammalien die beiden Meckelschen Knorpel in der Symphysengegend zu einer einheitlichen Spange verschmelzen. Ich selbst kann dies, in meinen Serien, für *Didelphys*, *Erinaceus*, *Talpa*, *Dasypus*, *Lepus*, *Mus*, *Nasua* und *Felis* bestätigen, und Gaupp gibt (1908, p. 101/581) eine Synchondrose auch für die Meckel'schen Knorpeln der *Echidna* an und bildet dieselbe ab (in Fig. 32 auf Taf. LXXIV seiner Arbeit). Auch tritt diese Verschmelzung bei manchen Formen der Säuger offenbar doch recht früh in der Ontogenese ein. So finde ich in der Serie eines *Talpa*-Embryos von $1\frac{1}{2}$ cm Scheitelsteißlänge den Spangenteil des Meckel'schen Knorpels in der Hauptsache zwar bereits jungknorpelig, das Symphysenstück aber noch vorknorpelig, dabei aber doch schon vollkommen einheitlich. Dieser einheitliche Vorknorpel geht rückwärts ununterbrochen in den Jungknorpel der beiden Spangen ganz allmählich über. Die Sache erklärt sich dadurch, daß der Verknorpelungsprozeß in caudooraler Richtung fortschreitet, daher die Symphyse zuletzt verknorpelt und noch vorknorpelig ist, wann die übrigen Teile des Spangenteiles bereits jungknorpelig sind. — Bei Igelembryonen von etwa 13 mm Scheitelsteißlänge finde ich das Verhältnis zwischen Symphysenanlage und den beiden Spangenteilen genau so wie für den $1\frac{1}{2}$ cm langen *Talpa*-Embryo angegeben. — Aus diesen Angaben folgt, daß auch bei den Mammalia, wenigstens also *Erinaceus* und *Talpa*, die Verschmelzung der beiden Meckel'schen Knorpeln in dem Symphysenbereiche doch schon recht früh in der Ontogenese eintritt. — Es liegt also in diesem Punkte, der Verschmelzung der Meckel'schen Knorpeln in der Symphysenregion, überhaupt kein prinzipieller Gegensatz zwischen Schildkröten- und Säugerorganisation vor, sondern eine Übereinstimmung beider. Und wenn man, wie es Bender, wenn ich nicht sehr irre, doch wohl tut, die Säuger für Streptostylica erklärt und hält, dann ist es auch nicht statthaft, in dem Auftreten

einer knorpeligen Verschmelzung der beiden Meckel'schen Knorpeln in der Symphysengegend, wie sie bei den Schildkröten vorhanden ist, einen Gegensatz zu den Streptostylicaverhältnissen zu erblicken: denn dann gibt es ja auch Streptostylica, eben die Mammalia, welche diese Verschmelzung haben.

Wenn es mir nun natürlich auch nicht in den Sinn kommt, die Mammalia von Testudinaten abzuleiten, und die Mammalienorganisation auf Testudinatenorganisation zurückzuführen, so erblicke ich doch in der Tatsache, daß in beiden Gruppen eine Verschmelzung der beiden Meckel'schen Knorpeln in der Symphysengegend statthat, ein wichtiges Merkmal gleichgerichteter Organisationstendenz; und da es ein solches Merkmal neben manchen anderen ist, also nicht vereinzelt dasteht, so führe ich diese Tendenz der beiden Gruppen zu gleichgerichteter Organisation in mehreren Punkten ursächlich zurück auf die Gemeinsamkeit verwandtschaftlicher Beziehungen beider Gruppen zu einer generalisierten alten Reptiliengruppe, den Theromoren im weiteren Sinne; wenngleich auch hier die Wurzeln der Testudinata und Mammalia nicht unmittelbar zusammenfließen, sondern verschiedenen Stellen entsprossen sind.

Was nun die Meckel'schen Knorpeln der typischen Streptostylica unter den lebenden Formen, also der Echsen, Schlangen und Vögel, betrifft, so sei nur folgendes hervorgehoben:

Bezüglich *Lacerta* sagt Gaupp 1900, p. 490: „Die vordersten Enden der beiderseitigen Knorpel legen sich eine Strecke weit in der Mittellinie aneinander und sind hier durch eine ausgedehnte Symphyse verbunden.“ Und 1905/06, p. 767: „Die Anlagen beider Meckel'schen Knorpel kommen anfangs mit ihren rostralen Enden noch nicht zur Vereinigung, später legen sie sich aneinander.“ — Von den Schlangen sagt derselbe Autor (1905/06, p. 795): „Die Meckel'schen Knorpel entwickeln sich in proximal-distaler Richtung innerhalb der ersten Schlundbogen, bis sie am vorderen Ende derselben aufeinandertreffen, ohne jedoch zu verwachsen. Dies erfolgt überhaupt nicht.“ — Und von den Vögeln heißt es, am gleichen Orte, p. 809: „Die Meckel'schen Knorpel stehen anfangs mit ihren vorderen Enden weit auseinander, später legen sie sich aneinander.“

Nach diesen Angaben scheint es wohl, als nähme Gaupp an, daß bei den typischen reptilischen Streptostylica in der Tat eine Verschmelzung der Meckel'schen Knorpel in der Symphysengegend nicht vorkäme oder vorhanden sei.

Ich will deshalb bezüglich der Echsen, und zwar zunächst der *Lacerta*, insbesondere *agilis*, über welche ich, gleichwie über *Tropidonotus*, auf Grund zahlreicher Serien, genügend eigene Erfahrung habe, folgendes hervorheben:

In der Serie eines Embryos von $2\frac{1}{2}$ cm größter Länge und $\frac{1}{2}$ cm Schnauzenspitze-Scheitelhöckerlänge legen sich die beiden Meckel'schen Knorpeln, in der Symphysengegend, in einer Ausdehnung von etwa 300—330 μ Länge aneinander. Davon zeigt eine Strecke von etwa 70—80 μ eine typische hyalinknorpelige Verschmelzung der beiden Knorpeln, und zwar liegt diese Verschmelzung im Bereiche des vorderen Teiles der Aneinanderlagerung, doch so, daß im allervordersten Schnitte, von 10 μ Dicke, die beiden äußersten Spitzen der beiden Knorpeln getrennt nebeneinander liegen, in den 7—8 caudalwärts folgenden Schnitten aber (also 70—80 μ, vom 2.—8., bezw. 9. Schnitte) die Verschmelzung folgt. Dieselbe nimmt also etwa $\frac{1}{4}$ der Gesamtlänge der Strecke ein, auf welcher sich die beiden Meckel'schen Knorpeln, zur Symphysenbildung, aneinanderlegen. — In ähnlicher Weise finde ich eine solche Verschmelzung der Meckel'schen Knorpeln auch bei einem Embryo von 3 cm größter Länge und einem dritten, noch älteren Embryo, mit etwa 7,65 mm Msl. Bei dem zuletzt genannten Embryo hat dieselbe eine Länge von etwa 60 μ. — Wie sich die Sache beim erwachsenen Tiere verhält, kann ich, obwohl ich eine sonst sehr gute Serie von *Lacerta vivipara* besitze, nicht entscheiden, da leider gerade an der in Betracht kommenden Stelle die Serie eine Lücke hat. — Bei einem jüngeren Embryo, von 6,5 mm Nackensteißlänge, bei welchem das Primordialskelett an vielen Stellen noch vorknorpelig ist, die Meckel'schen Knorpeln aber in der Hauptsache jungknorpelig sind, gleich den Trabeculae, sind die vordersten Teile der Meckel'schen Knorpeln im Bereiche der Aneinanderlagerung vorknorpelig miteinander verbunden

und setzen sich dann in eine gemeinsame, etwa 60 μ lange, zunächst noch vorknorpelige, dann, am äußersten vorderen Ende blastematisch werdende, sich allmählich verjüngende Spitze fort.

Aus diesen Tatsachen geht hervor, daß auch bei einem Angehörigen der typischen Streptostylica, einem Saurier, die Meckel'schen Knorpeln in der Symphysengegend eine Strecke weit miteinander verschmelzen. Wenn nun auch diese Verschmelzung an Ausdehnung gewiß zurückbleibt hinter derjenigen, welche bei den Schildkröten erfolgt, so ist doch so viel durch ihr Vorkommen dargetan, daß kein prinzipieller Gegensatz herrscht zwischen den Embryonen beider Gruppen; kein qualitativer Gegensatz, sondern nur ein quantitativer. Der sonstige Gegensatz zwischen den typischen Monimostylica und typischen Streptostylica, insbesondere also im Verhalten des Quadratbeines, braucht demnach gar keinen prinzipiellen, qualitativen Gegensatz im gegenseitigen Verhalten der beiden Meckel'schen Knorpeln im Gebiete der Symphyse nach sich zu ziehen. Damit soll nicht gesagt sein, daß es nicht auch Fälle gäbe oder geben kann, in welchen schließlich auch in dem letzten Punkte der Gegensatz ein qualitativer wird oder ist. Allein: allgemein gesprochen ist ein prinzipieller Gegensatz im Verhalten der Symphyse der beiden Meckel'schen Knorpeln keine notwendige Begleiterscheinung des Gegensatzes zwischen typischer Monimostylie und typischer Streptostylie.

Auch bei anderen Echsen habe ich in Embryonalserien eine knorpelige Verschmelzung der Meckel'schen Knorpel in der Symphysengegend beobachtet. So bei einer unbekannten Spezies *Mabuia* (aus Mohili, Comoren, aus dem Voeltzkow'schen Materiale); bei mehreren Ascalabotenarten, z. B.: *Hemidactylus*, *Phyllodactylus europaeus* und mehreren nicht genau bestimmten Arten aus dem Voeltzkow'schen Materiale („Zwerggecko", „Gecko mit viereckigem Kopfe").

Danach findet man also die Verschmelzung der Meckel'schen Knorpeln in der Symphysengegend bei den streptostylen Echsen in weiter Verbreitung vor. So erhebt sich denn die Frage, ob nicht überhaupt diese Verschmelzung die primäre Form des Dauerzustandes in den Amnioten gewesen ist, die dauernde Trennung dagegen, wie bei den Schlangen, erst der abgeleitete, also ein sekundärer Zustand.

Prüfen wir zunächst noch einiges Material!

Bei *Salamandra* besteht eine knorpelige Symphysenverschmelzung der beiden Meckel'schen Knorpeln in klarer Ausprägung und starker Ausdehnung, wie sie ja überhaupt von Urodelen längst bekannt ist. Bei einem $4\frac{3}{4}$ cm langen jungen Feuersalamander meiner Sammlung beträgt die Länge der einheitlichen Knorpelmasse etwa 225 μ, also $\frac{1}{4}$ mm.

Für *Hatteria*-Embryonen ist die Verschmelzung ebenfalls längst bekannt. Ich selbst finde sie in der Serie eines 4 cm langen Embryos 225 μ, eines 6 cm langen Embryos 480 μ lang ausgedehnt. — Bei einem $5\frac{1}{2}$ cm langen Krokodilembryo beträgt sie 630 μ. Bei den Schildkröten ist sie, wie gezeigt, sehr ausgedehnt. Sie ist oben für mehrere Gruppen der Echsen, also typischen reptilischen Streptostylica, nachgewiesen worden und kommt auch den Mammalia zu.

Wenn wir uns das alles vergegenwärtigen, und zugleich bedenken, daß die Echsen klassische Repräsentanten der Streptostylica, als solche aber eine noch relativ junge Gruppe sind, so kommt man, m. E., doch zu der Überzeugung, daß für die Amnioten das Primäre des Dauerzustandes die Verwachsung der Meckel'schen Knorpeln in der Symphyse gewesen sei; das Ausbleiben derselben aber ein erst sekundär erworbener Zustand; letzterer vielleicht entstanden in, durch die Lebensweise erzwungener, Anknüpfung an die Vorgänge der Ontogenese, in welcher die Meckel'schen Knorpeln in caudooraler Richtung sich differenzieren und wachsen, also erst sekundär in der Symphysengegend zusammentreffen, d. h. notwendigerweise längere Zeit voneinander getrennt sind.

2. Die Frage der Homologie des Kiefergelenkes in der Gnathostomenreihe. Diese wichtige und weitverzweigte Frage will ich hier nicht in extenso behandeln, sondern nur ganz kurz meinen jetzigen Standpunkt, welcher von meinem früheren in einem wichtigen Punkte abweicht, darlegen.

Ich gehe daher auch nicht auf die Literatur ein: dieselbe findet man in meinen früheren Arbeiten (vor allem 1906 und 1909), sowie in der letzten großen Arbeit Gaupp's (1912/13) zusammengestellt, in der zuletztgenannten Arbeit vollständig. — Auch diese letzte Arbeit Gaupp's soll hier nicht weiter herangezogen werden: sie ist erst in meine Hände gelangt, nachdem der größte Teil des Manuskriptes bereits abgeschlossen war, und außerdem hat mir ihre Durchsicht nichts ergeben, welches mich von meinem nunmehrigen Standpunkte abbringen könnte.

Ich habe selbstverständlich alle Einwände, welche bisher gegen Drüner's und meine Auffassung in dieser Frage erhoben worden sind, auf mich wirken lassen und dieselben genau geprüft: es ist Pflicht des Naturforschers, den Tatsachen der Beobachtung sich nicht zu verschließen, sondern jederzeit offenzuhalten; Hypothesen und Meinungen nur so lange aufrechtzuhalten, als die tatsächliche Grundlage dieses erlaubt. Dadurch unterscheidet sich eben die Naturwissenschaft, sehr zu ihrem Vorteile, von manch anderem Zweige der Betätigung des menschlichen Geistes.

Um gleich den wichtigsten Punkt meiner veränderten Stellung auszusprechen: ich habe es eingesehen, die Tatsachen erzwingen die Auffassung, daß das Hammeramboßgelenk der Mammalia sich vom alten Kaugelenke, dem Kiefergelenke der Nonmammalia, ableitet: es ist ein Derivat desselben; daß der Incus vom Quadratum, der Malleus, in seinen primordialen Teilen, in der Hauptsache vom Articulare stammt, und der Processus folianus — was ich ja auch nie bestritten, sondern nur noch nicht als erwiesen erachtet habe — ein Unterkieferdeckknochen ist, und zwar, konform der Meinung Gaupp's, dem Goniale (Postoperculare) entspricht. — Den Tensor tympani habe ich, auf Grund seiner Innervation, schon immer für einen Abkömmling der Kaumuskulatur gehalten, insbesondere der Pterygoidmuskulatur, und zwar desjenigen Teiles derselben, welcher am Articulare ansetzt; auf die Säuger übertragen: desjenigen Muskelkomplexes, welcher von dem Nervus pterygoideus internus versorgt wird[1]. — Ich erachte die von mir seinerzeit bei Kaninchenembryonen beobachtete, anfangs vorhandene Unabhängigkeit der blastematischen Anlage des Hammers und Amboßes vom Blastem des Spangenteiles des Meckel'schen Knorpels nicht mehr für so bedeutungsvoll, wie früher, und zwar deswegen nicht, weil mich weiter fortgesetzte Untersuchungen, auch an anderen Tieren und an Kaninchenembryonen selbst, gelehrt haben, daß diese Erscheinung häufig fehlt, daß also in solchen Fällen die betreffenden Blasteme von vornherein in Zusammenhang sind.

Wenn ich nun auch in der genannten Hinsicht, also in einer Hauptfrage der Skeletthomologie, mich jetzt denjenigen Anschauungen nähere oder anschließe, welche einen Bestandteil der Reichert'schen Lehre ausmachen, so kann ich mich dennoch nicht zu der Ansicht bekennen, daß das Kiefergelenk der Mammalia eine Neubildung sei, zumal eine solche, welche vor dem alten Gelenke entstanden wäre. Ich halte, mit Rabl (1901, p. 553—555, und 1910, p. 72 und 73), einen solchen Vorgang, wie er ja, in weiterer Ausbauung der Reichert'schen Lehre, neuerdings namentlich von Gaupp, gefordert wird, für unmöglich, aus physiologischen Gründen, und habe in den wiederholten Versuchen Gaupp's (1905, Verhandl. der anat. Gesellsch. in Genf, p. 132—138, 1911, Anat. Anz., Bd. 39, p. 609—666, 1912/13, Arch. f. Anat., Suppl., p. 278—292), die Möglichkeit dieses Vorganges darzutun, nichts gefunden, was mich in dieser Meinung wankend machen könnte[2]. Auch der Hinweis auf die Verhältnisse in *Scarus*, welche mir nicht unbekannt sind, kann es m. E. nicht ver-

[1] Eine vergleichende Untersuchung der Kaumuskulatur der Amphibien, Sauropsiden und Säuger hat neuerdings Lubosch (1913) geliefert. Auf den Inhalt dieser Arbeit kann ich hier nicht mehr eingehen, da ich erst beim Abschlusse des Manuskriptes mit derselben bekannt geworden bin. Nur das sei hervorgehoben: Der M. pterygoideus externus stammt wahrscheinlich von tiefen Teilen des Temporalis ab; die Säuger haben nur einen ventralen Kaumuskel, den Pterygoideus internus, die Amphibien und Sauropsiden zwei. Aber auch der Tensor tympani und Tensor veli palatini der Mammalia sind ventral (also wie der Pterygoideus internus) innervierte Muskeln.

[2] Nachtrag bei der Korrektur: Es sei hier auch auf die inzwischen erfolgte energische Stellungnahme gegen die Reichert'sche Theorie durch Boas hingewiesen (Morphol. Jahrbuch, Bd. 49, Heft 2, p. 294—299).

ständlich machen, daß und wie bei den, unter den Reptilien, also schon relativ hochorganisierten Formen, zu suchenden Vorfahren der Mammalia sich ein sekundäres Kiefergelenk als Neubildung, und zwar als eine vor dem alten Gelenke gelegene, entwickelt habe, welche dann zu einer aufsteigenden, progressiven Entwicklungsreihe geführt hätte. Ich betrachte daher, gleich Rabl (1901 und 1910, a. a. O.), das Hammeramboßgelenk nur als ein Derivat des alten Kiefergelenkes, das sich vom medialen, oder, vielleicht besser, dem mediocaudalen Teile desselben ableitet; sehe aber zugleich in dem Kiefergelenke der lebenden Mammalia ebenfalls einen Teil des alten Kiefergelenkes, und zwar den Hauptteil desselben bei den Vorfahren der Mammalia, welcher also auf alle Fälle der übergeordnete Teil ist.

Ehe ich dies etwas näher erläutere, möchte ich darauf hinweisen, daß ich mit dieser allgemeinen Auffassung im wesentlichen vollständig mit C. Rabl übereinstimme. Rabl hat, an den genannten Orten, ebenfalls schwere Bedenken gegen die Annahme der Neubildung eines Kiefergelenkes, insbesondere vor dem alten Gelenke, geäußert. Nämlich: nachdem er Gegenbaur's Annahme, der Mangel funktioneller Betätigung des mammalen Unterkiefers während der Fetalperiode sei es gewesen, welcher Zeit und Gelegenheit zur Ausbildung eines sekundären Kiefergelenkes geboten habe (Gegenbaur, Vergleichende Anatomie, 1898, Bd. 1, p. 399), zurückgewiesen hat, weil diese Annahme ganz außerordentliche, und dadurch ganz unwahrscheinliche Keimesvariationen voraussetze, zugleich unter Hinweis darauf, daß bei den Marsupialiern die Fetalperiode nur von sehr kurzer Dauer ist, und die Entwicklungsbedingungen der Monotremen während der Fetalperiode nicht wesentlich von denjenigen der Sauropsiden abweichen, fährt er fort: „Ebenso widersinnig wäre es aber, anzunehmen, daß während der phylogenetischen Entwicklung der Säugetiere einmal ein Zustand vollständigen oder selbst nur teilweisen „Funktionsmangels des Unterkiefers“ bestanden habe, währenddessen sich die neuen Beziehungen, die zur Bildung eines neuen Kiefergelenkes führten, ausgebildet hätten. Es muß vielmehr während der Phylogenese ein Zustand oder eine Reihe von Zuständen existiert haben, welche ohne Sprung von den alten zu den neuen Beziehungen hinüberführten. Als einen solchen Zustand dürfen wir uns aber nicht etwa die Bildung zweier getrennter und hintereinander gelegener Gelenke vorstellen, etwa in der Weise, daß jede Unterkieferhälfte ein vorderes Gelenk mit dem Squamosum und ein hinteres mit dem Quadratum einging. Ein solches Doppelgelenk wäre physiologisch ganz undenkbar; denn bei jeder Bewegung im hinteren Gelenk würden die Gelenkkörper des vorderen auseinandergerissen, das Gelenk also zerstört werden. Ein Doppelgelenk auf beiden Seiten wäre nur in dem einen Falle denkbar und physiologisch möglich, wenn beide Gelenke eine gemeinsame, also transversal gestellte Achse hätten.“ — So schrieb Rabl 1901. Daß er daran festhält, beweist die Tatsache, daß er noch 1910 diese Ausführungen uneingeschränkt hat wieder abdrucken lassen. — Ich selbst habe diesen physiologischen Erörterungen und Bedenken Rabl's schon früher zugestimmt (1907, Zeitschr. f. Morphol. und Anthrop., Bd. X, p. 168) und an schematischen Zeichnungen die Schwierigkeiten dargetan, welche der Annahme der Neubildung eines Kiefergelenkes, vor dem alten, entgegenstehen. Ganz besonders habe ich darauf aufmerksam gemacht, welche Schwierigkeiten dem notwendig zu fordernden Übergange der Bewegungsachse von dem alten hinteren auf das neue (sekundäre) vordere Gelenk entgegenstehen mußten, Schwierigkeiten, welche in dem Maße sich erhöhen mußten, als die Kautätigkeit zunahm.

Stimmen C. Rabl und ich so in der allgemeinen Auffassung überein, so sind unsere Ansichten nicht minder gleichgerichtet auch in der speziellen Auffassung und Vorstellung, in welcher Weise der Mammalienzustand aus dem Nonmammalien-, insbesondere also Reptilienzustande hervorgegangen ist.

Rabl hat bekanntlich (1901, p. 553—555, und 1910, p. 72 und 73) folgende, von Lubosch (1911, p. 749 und 750) zwar verworfene, m. E. aber vortreffliche und richtige Vorstellung entwickelt:

Ausgehend von einem Zustande, in welchem sich das Squamosum am Quadratum, auf dessen lateraler Seite, weit ventralwärts, bis in gleiche Höhe mit der Gelenkfläche, vorgeschoben befindet, ein Zustand, welcher bekanntlich bei den Rhynchocephalen und den Amphibien unter den lebenden Formen zwar nicht ganz, aber

doch nahezu erreicht ist, nimmt Rabl an, daß das Squamosum sich an der Bildung der Gelenkfläche, mit welcher der Unterkiefer artikulierte, beteiligt habe, und zwar so, daß die Gelenkpfanne in ihrer vorderen lateralen Hälfte vom Squamosum, in ihrer hinteren medialen vom Quadratum geliefert worden sei. „Im Laufe der weiteren phylogenetischen Entwicklung muß sich dann der mediale, kleinere Teil des Köpfchens des Unterkiefers, der mit dem in seiner Größe reduzierten Quadratum artikulierte, vom lateralen, größeren, der mit dem Squamosum artikulierte, getrennt haben, und es muß also ein Zustand zustande gekommen sein, wie er oben geschildert wurde: jederseits zwei Gelenke, aber beide mit gemeinsamer, transversaler Achse. Darauf würde ein Zustand gefolgt sein, in welchem sich der kleinere, mediale Teil des Unterkieferköpfchens als nunmehriger Hammer ganz von dem übrigen Unterkiefer löste, während gleichzeitig das immer kleiner gewordene Quadratum als nunmehriger Amboß mit der zum Stapes sich ausbildenden Columella in innigere Beziehungen trat."

Ich selbst habe ebenfalls schon wiederholt (z. B. 1911, Zeitschr. f. Morphol. und Anthropolog., Bd. 14, p. 401, 402 und 426) darauf hingewiesen, daß man, auch vom Standpunkte der Reichert'schen Lehre aus, für die Vorfahren der Mammalia auf alle Fälle fordern muß, daß das Squamosum auf der Außenseite des Quadratums weit hinabgereicht habe, in ähnlicher Weise etwa wie bei *Hatteria*, bei welcher das Squamosum, wie ich es in Embryonalschnitten (1911, Zeitschr. f. Morphol. und Anthropol., Bd. 14, p. 396 und 397) abgebildet habe, nicht nur den Gelenkteil des Quadratknorpels erreicht, sondern auch (wie ja längst bekannt) gleich dem Jugale sich an der Bildung des unteren Schläfen- oder Jochbogens beteiligt. Andere Beispiele unter den Reptilien bieten manche primitive Theromorphen, z. B. *Bolosaurus*[1]; ferner viele Therapsiden; unter diesen besonders die Therocephalia und Cynodontia. Ja für manche Cynodonten gibt Broom (1904) eine mehr oder weniger große unmittelbare Beteiligung des Squamosums an der Bildung der Gelenkfläche als wahrscheinlich an; so für *Cynognathus platyceps*, *Gomphognathus Kannemayeri* und *Trirachodon Kannemayeri*.

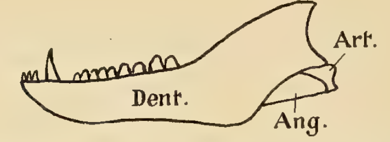
Mit geringfügigen Abänderungen stelle ich mich auf den mitgeteilten Standpunkt Rabl's. Die wesentlichste Abänderung ist die, daß ich nicht nur den Condylusknorpel der mammalen Mandibula, gleich Rabl, vom Articulare ableite, sondern auch den Knorpel der Gelenkfacette des Squamosums von dem Knorpel der Pars articularis des Quadratums.

Ich will nun kurz meine Auffassung etwas näher erläutern und knüpfe dabei an die mitgeteilten Befunde am Unterkiefer der Cheloniden an; an die Tatsache nämlich, daß bei diesen Tieren relativ spät und sekundär in der Ontogenese ein Knorpelfortsatz des Gelenkstückes des Meckel'schen Knorpels entsteht, welcher sich lateralwärts und nach vorn zu ausdehnt und, als die oben beschriebene Platte, sich auf einen Deckknochen auflegt, nämlich das Supraangulare, und dieses dann mittelbar, eben vermittelst dieser Knorpelplatte, an dem Aufbau des Gelenkes teilnimmt.

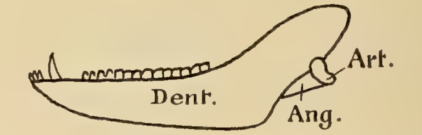
Die Frage, wieviel Deckknochen in den mammalen Unterkiefer aufgenommen worden sind, insbesondere ob außer dem Dentale etwa noch das Spleniale (Operculare) und Complementare (Coronoideum) darin stecken (was noch nicht endgültig bejaht oder verneint werden kann), beiseite lassend, stelle ich mir die Sache so vor: ich nehme an, daß, in ähnlicher Weise wie bei *Chelone* (und dem Alligator) das Supraangulare dem Articulare, insbesondere dem lateralen, an der Bildung des Gelenkes mitbeteiligten plattenförmigen Fortsatze desselben verbunden ist, bei den reptilischen Vorfahren der Mammalia das Dentale, und zwar sein aufsteigender Fortsatz, sein Processus ascendens, dem Articulare verbunden gewesen ist; daß also das Dentale, mit seinem aufsteigenden Fortsatze, bis ans Articulare herangereicht und das letztere auf diesen Fortsatz des Dentale in ähnlicher Weise eine Knorpelplatte ausgeschickt und aufgelagert habe wie bei *Chelone* (und dem Alligator) auf das Supraangulare. Bei *Chelone* zwar und dem Alligator erreicht der aufsteigende Fortsatz des Dentale das Articulare nicht; auch

[1] Nachtrag: Über diese Form erhalte ich während des Abschlusses des Manuskriptes eine Arbeit von R. Broom (1913) zugesandt, mit guten Abbildungen.

liegt bei der *Chelone* der caudale Rand dieses Dentalefortsatzes lateral vom Supraangulare. Indessen schon beim Alligator bleibt dieser Dentalefortsatz, wie oben dargetan, relativ nur noch wenig vom Articulare entfernt und liegt außerdem, mit seinem äußersten caudalen Ende, medial vom Supraangulare. An den Verhältnissen dieses Tieres ist es also sehr leicht, sich vorstellig zu machen, wie der aufsteigende Dentalefortsatz das Articulare erreichen konnte. Damit sollen keineswegs die Krokodile in genetische Beziehungen zu den Mammalia gebracht werden, wenngleich dieselben vielfach eine noch recht altertümliche Gruppe sind; es handelt sich hier nur um die Analyse mehr oder weniger gleich gerichteter Organisationszustände. An dem mir vorliegenden, etwa 2,75 cm langen, macerierten Unterkiefer einer erwachsenen *Emys europaea* liegt der caudale Teil des unteren Randes des Processus ascendens des Dentale nur noch ganz wenig von dem vorderen Teile des lateralen Randes der Gelenkfläche des Articulare entfernt, etwa nur 2 mm. Zwischen beide, Articulare und caudalen Rand des Processus ascendens des Dentale, schiebt sich ein schmales Stück des Supraangulare ein, und mit diesem das Loch (bezw. der Kanal) des Nervus cutaneus (auriculotemporalis). Der Nerv liegt also caudal von dem in Rede stehenden Teile des Dentale. Da er aber zugleich auch etwas tiefer (nach dem unteren Rande des Kiefers zu) liegt als der betreffende Teil des aufsteigenden Dentalefortsatzes, so müßte, wenn, unter eventuellem Wegfalle des Supraangulare, der Dentalefortsatz bis an den lateralen Rand des Articulare heranreichte (wozu nur eine



Textfig. 180. Unterkiefer des *Cynognathus platyceps* in lateraler Ansicht. Nach Broom (On the Origin of the Mammal-like Reptiles. Proceedings of the Zoological Society of London, 1907, p. 1047—1061). *Ang.* = Angulare. *Art.* = Articulare. *Dent.* = Dentale.



Textfig. 181. Unterkiefer des *Gomphognathus Kannemeyeri* in lateraler Ansicht. Nach Broom (1907, s. die Erklärung in Textfig. 180). *Ang.* = Angulare. *Art.* = Articulare. *Dent.* = Dentale.

Strecke von 2 mm der Knochen sich weiter caudalwärts ausdehnen müßte), der Nerv nicht nur am caudalen Rande des Dentale liegen, sondern auch zu den lateralen Teilen des Articulare in ganz ähnlicher Lage sich befinden, wie in den Mammalia zu dem mit dem Dentale verschmolzenen Knorpel des Condylus mandibulae. — Bei den Cynodonten nun aber erreicht das Dentale, und zwar gerade mit dem aufsteigenden Fortsatze, das Articulare. Ich habe schon früher (1909, Arch. f. Anat., Suppl., und 1911. Zeitschr. f. Morph. und Anthropol.), im Anschlusse namentlich an Broom's Arbeiten (welche in der genannten Arbeit aus 1911 alle angeführt sind), diese Tatsache hervorgehoben und verwertet. — *Cynognathus* und *Gomphognathus* (Textfig. 180 und 181, p. 300) bieten hier außerordentlich wichtige Beispiele, deren Bedeutung dadurch erhöht wird, daß das Dentale in seiner ganzen Form außerordentlich an die Form des mammalen Unterkiefers erinnert, vor allem durch den Besitz eines Processus condyloideus, eines Processus coronoides und eines Angulus, welch letzterer, aus dem Processus angularis des Dentale anderer Reptilformen (etwa wie bei vielen Schildkröten) hervorgegangen, oder wenigstens an dessen Stelle gelegen, zweifellos die morphologische Brücke zum Angulus der Mammalienmandibula bildet.

Wir brauchen nunmehr nur anzunehmen, daß die Vorfahren der Mammalia einen Unterkiefer besaßen ähnlich demjenigen dieser Cynodonten, wenigstens soweit es sich um Dentale und Articulare handelt, und daß, in ähnlicher Weise wie bei *Chelone* und dem Alligator das Gelenkstück des Meckel'schen Knorpels eine an der Gelenksbildung beteiligte Knorpelplatte lateralwärts und zugleich etwas vorwärts auf das Supraangulare ausschickt und diesem fest verbunden werden läßt, bei den cynodontenähnlichen Vorfahren der Mammalia der Articularknorpel eine solche Knorpelplatte (vielleicht neben einer für das Supraangulare bestimmten oder auch

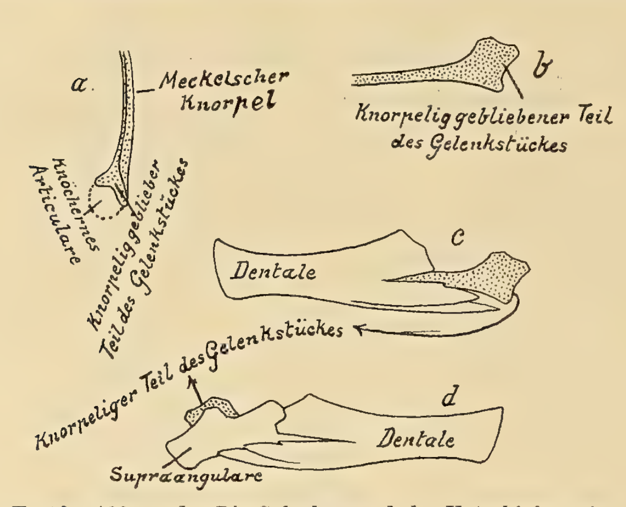
in Zusammenhang mit einer solchen) auf den Processus ascendens des Dentale, und zwar auf den ihm ja sowieso zunächst liegenden, dem Processus condyloideus des Mammalienunterkiefers entsprechenden Teil desselben, ausgesandt und demselben verbunden habe — und der Ableitung des Condylusknorpels der Mammalia vom Gelenkstücke des Meckel'schen Knorpels, wie Rabl und ich es annehmen, steht nichts im Wege.

Freilich: wir können nicht beweisen, daß auch bei den Cynodonten dies wirklich der Fall gewesen ist; es kann aber hier, wo es sich um fossile und heute nicht mehr lebende Formen handelt, nur die Forderung aufgestellt werden, die morphologische Möglichkeit eines solchen Vorganges darzutun, für dessen Annahme wir im übrigen die Berechtigung schon den Verhältnissen lebender Formen, insbesondere der *Chelone* und des Alligators, entnehmen.

Stellt man sich vor, daß jener Fortsatz des Articularknorpels sich bei den Vorfahren der Säuger zum Spangenteile des Meckel'schen Knorpels ähnlich verhielt wie die in Rede stehende, dem Supraangulare aufgelagerte Knorpelplatte des Articularknorpels des *Chelone*-Embryos, d. h. nicht in der gleichen Flucht mit dem Spangenteile gelegen war, sondern ganz seitlich, lateral, zu demselben, und zum Processus ascendens des Dentale ähnlich wie bei *Chelone* und dem Alligator die beschriebene Platte zum Supraangulare sich verhält, und umgekehrt das Dentale sich zu dem Knorpelfortsatze wie bei den genannten Formen das Supraangulare zur Knorpelplatte, und daß außerdem die letztere sich an der Gelenksbildung beteiligte, wie es ja bei *Chelone* und dem Alligator mit der betreffenden Platte auch der Fall ist, dann bietet das Weitere wohl keine Schwierigkeiten. Ich habe oben gezeigt, daß der Knorpelfortsatz bei *Chelone* ontogenetisch spät oder sekundär entsteht, wesentlich später als die übrigen Teile des Articularknorpels; ferner daß derselbe teilweise verknöchert (wobei die Frage, von wo aus die Verknöcherung erfolgt, nicht entschieden werden konnte); und weiter, daß die Knorpelplatte zuvor schon, an manchen Stellen, eine Verschmelzung mit dem Supraangulare eingeht, indem das letztere die anfangs vorhandene trennende Bindegewebsschicht durchbricht und sich dem Knorpelgewebe unmittelbar anlagert; endlich, daß die verknöcherten Teile der Platte später mit dem Supraangulare fest synostotisch verbunden sind, während oben auf denselben eine Knorpelschicht als Gelenksknorpel übrigbleibt. Stellen wir uns nun vor, daß bei den Vorfahren der Mammalia die Dinge ähnlich lagen, nur daß sich an der Stelle des Supraangulare das Dentale, insbesondere dessen aufsteigender Fortsatz, und zwar mit seinem Condylusteile, befand (eine Annahme, welche durch die Cynodontenverhältnisse als möglich erwiesen wird), so bedarf es nur ganz geringfügiger Veränderungen, um die Säugerverhältnisse zustande gekommen zu denken. Die, an der Gelenksbildung beteiligte, Knorpelplatte verband sich fest dem Dentale, löste sich vom Reste des Gelenkstückes ab (vielleicht infolge der an der Basis und den Seiten stattfindenden Umwachsung durch das Dentale), verknöcherte nun von dem sie umwachsenden Dentale aus (ein Vorgang, für welchen es am Skelette ja genug Analogieen gibt), und wurde so zur Grundlage des Knorpels im Condylus mandibulae, mit der Oberfläche die Bildung der Gelenkfläche übernehmend. Durch embryonale Ausbreitung des so in das Dentale gelangten Knorpelgewebes bis in den Angulus dieses Deckknochens erhielt auch dieser einen Zuwachs durch einen knorpelig vorgebildeten, vom Deckknochen aus verknöchernden Abschnitt. Es wäre das letztere ein Vorgang, welchen Ruge (1897), in seiner Abhandlung über das Knorpelskelett des äußeren Ohres der Monotremen und der Ableitung dieses Knorpelskelettes vom alten Visceralskelette, insbesondere dem Skelette des Hyoidbogens, mit den Worten kennzeichnet, daß das Knorpelgewebe, einmal zu neuer Tätigkeit verwendet, vielfach eine unerschöpfliche Quelle für neues Proliferationsmaterial werden kann. Natürlich fällt es mir nicht ein, von vornherein alles Knorpelgewebe, welches während der Ontogenese an den verschiedensten Stellen des Deckknochenteiles angetroffen wird, auf die gleiche Herkunft zurückzuführen wie den Condylus- und Angulusknorpel, so wie dies Gaupp offenbar von mir hören möchte (andernfalls wären mir manche seiner wiederholten Ausführungen über diesen Punkt, so z. B. diejenigen auf p. 363 u. folg. in seiner neuesten großen Arbeit, aus 1912/13, ganz unverständlich; ich bemerke nur, daß aus meinen Anschauungen durchaus nicht diejenigen Schlüsse folgen müssen, welche Gaupp an diesen Stellen

daraus zieht); daß aber der Angulusknorpel genetisch zu dem Condylusknorpel gehört, beweisen m. E. diejenigen Fälle, in welchen an Stelle der beiden Knorpeln ein einheitlicher Knorpel vorhanden ist; solche Fälle sind ja längst bekannt und ich habe (1906, Arch. f. Anat., Suppl.) einen weiteren solchen Fall hinzugefügt, nämlich von *Nasua socialis* (vergl. Fig. 39 auf Taf. V der eben erwähnten Arbeit).

So wurde der laterale, zunächst nur plattenförmige (wie bei *Chelone*), wahrscheinlich zugleich im ganzen etwas mehr vorn gelegene, an der Gelenkbildung mitbeteiligte Teil des Gelenkstückes des Meckel'schen Knorpels zu einem Bestandteile des Dentale, vom übrigen, medialen, zugleich ein wenig mehr caudal gelegenen Teile des Gelenkstückes (wahrscheinlich durch Umwachsung seitens des Dentale) abgelöst und damit zu einem endgültigen Bestandteile des Mammalienunterkiefers, dessen Gelenkteil bildend; während der mediale oder mediocaudale Teil des Gelenkstückes, das verknöcherte Articulare, in seiner Größenentfaltung zurückbleibend und unter Beihilfe eines Deckknochens, des Goniale, das ja der medialen Seite jenes angeschlossen zu sein pflegt, zum Malleus, bezw. zur Grundlage der Hauptteile desselben, wurde (die Herkunft des Manubriums ist noch strittig)[1].



Textfig. 182 a—d. Die Gelenkgegend des Unterkiefers einer erwachsenen *Emys lutaria* in doppelter Größe und verschiedener Ansicht. Das knöcherne Articulare ist entfernt. a zeigt den knorpeligen gebliebenen Teil des Gelenkstückes des linken Meckel'schen Knorpels von oben; die Grenze des knöchernen Articulare ist durch die punktierte Linie eingetragen. b zeigt das gleiche wie a von der Seite ohne die Grenzen des knöchernen Articulare. c die linke Unterkieferhälfte von der lateralen Seite nach Entfernung des knöchernen Articulare, Supraangulare und Complementare. d die rechte Unterkieferhälfte von der lateralen Seite nach Entfernung des knöchernen Articulare und Complementare, aber bei Anwesenheit des Supraangulare.

Dieser von Rabl inaugurierten Vorstellung stehen m. E. keinerlei Schwierigkeiten entgegen, weder morphologische noch physiologische; noch steht dieselbe zusammenhanglos da, d. h. ganz außerhalb der sonst bekannten morphologischen Tatsachen; vielmehr kann sie, nach den Verhältnissen der *Chelone*, des Alligators und der Cynodonten, mit gutem Rechte als vollständig in Zusammenhang mit der Unterkiefermorphologie betrachtet und bezeichnet werden.

In diesem Zusammenhange kann, als die ganze Sachlage miterhellend, auch ein von mir erhobener Befund an *Testudo graeca* angeführt werden. An dem von mir macerierten Schädel eines erwachsenen Tieres[2], an welchem der Meckel'sche Knorpel erhalten geblieben ist, war nicht das ganze Gelenkstück des Meckel'schen Knorpels verknöchert, sondern ein, der Größe nach, recht ansehnliches, vorderes Stück desselben unverknöchert geblieben (Fig. 182 a—d, p. 302). Bei der Maceration nun war der verknöcherte Teil, das (knöcherne)

[1] Über die Manubriumfrage sei hier nur eines bemerkt: Gaupp meint auf p. 331 seiner Arbeit aus 1912/13 gegen mich, die hyale Natur des Manubriums und seine Vergleichbarkeit mit dem Insertionsteile der Reptilien-Extracolumella sei schwer mit dem Verlaufe der Chorda tympani in Einklang zu bringen. Nach meiner Ansicht ist dies nicht der Fall; denn ich sehe in dem Verhalten des Nerven zur Extracolumella einerseits und zum Manubrium andererseits eigentlich das gleiche Prinzip: hier wie dort kreuzt der Nerv das Skelettstück, und zwar in caudooraler Richtung und auf der dorsalen Seite. Für das Manubrium ist dies Verhältnis, namentlich auch die Kreuzung durch den Nerven an der dorsalen Seite, besonders gut an Embryonen zu erkennen (ich verweise diesbezüglich auf meine entsprechenden Modelle, z. B. Fig. 6 und 7, Taf. I, und Fig. 8, 9 und 10 auf Taf. II meiner Arbeit aus 1906, Arch. f. Anat., Suppl.). Bevor es zu dieser Kreuzung kommt, schlingt sich der Nerv bei *Lacerta* um die laterale Seite des Processus dorsalis des Hyoidbogenskelettes, beim Kaninchen dagegen um die laterale Seite des dorsalen Abschnittes der Hyoidbogenspange. Siehe meine Modellabbildungen an dem soeben genannten Orte.

[2] dessen Größe ich nicht angeben kann, da ich nur den abgeschnittenen und nur noch teilweise erhaltenen Kopf geschenkt erhielt. Der macerierte Unterkiefer hatte eine Länge von rund $2\frac{1}{2}$ cm. Bei einer Vergleichung mit anderen Schädeln der gleichen Art, welche in meinem Besitze und wesentlich größer sind, komme ich zu dem Schlusse, daß es sich hier eventuell um ein noch nicht völlig ausgewachsenes Tier gehandelt haben mag. Doch muß auch an die Möglichkeit individueller Variation der Größe) gedacht werden.

Articulare, abgefallen (und ist daher in Textfig. 182 [a—d] auch nicht gezeichnet worden), während der knorpelig gebliebene (in der Figur punktiert dargestellte) Teil in Zusammenhang mit dem gut erhaltenen Spangenteile stand. Dabei zeigte sich (Textfig. 182 a, in welcher die Lage des knöchernen Articulare durch eine punktierte Linie angegeben ist), daß die beiden Teile des Gelenkstückes, der knorpelige und der verknöcherte, an der oberen Fläche durch eine schräg verlaufende Linie getrennt waren, indem diese Linie von oral (vorn) medial nach caudal lateral gerichtet war, so daß also innerhalb des ganzen Gelenkstückes der Visceralspange der knöcherne Teil im ganzen eine mehr caudomediale, der knorpelig gebliebene eine mehr orolaterale Lage gehabt hatte. Mit dem knöchernen Teile zugleich hatte sich, an demselben haften bleibend, das Goniale (Postoperculare) losgelöst und war mitweggefallen, während der vordere knorpelige Teil des Gelenkstückes mit seiner oberen Fläche einmal, soviel ich feststellen zu können glaube, noch an der Bildung der Gelenkfläche mitbeteiligt gewesen war, und ferner unmittelbar davor einem Teile der Kaumuskulatur, insbesondere höchstwahrscheinlich der temporalen Portion derselben (eine andere kommt, nach meinen Embryonalserien, wohl kaum in Betracht), zur Anheftung diente. Dieser knorpelige Teil des Gelenkstückes lag dem Supraangulare an und war zugleich nicht so sehr weit entfernt vom aufsteigenden Fortsatze des Dentale, während der Processus angularis des letzteren bis mitten in den Bereich dieses Stückes caudalwärts reichte. Es hat also hier, bei der Maceration, eine Los- und Ablösung des verknöcherten Teiles des Gelenkstückes, also des knöchernen Articulare, von dem vorn und etwas mehr lateral gelegenen, nicht verknöcherten Teile des Gelenkstückes des Meckel'schen Knorpels stattgefunden.

Es ist also für den mitgeteilten Fall besonders charakteristisch, daß nicht das ganze Gelenkstück des Meckel'schen Knorpels verknöchert, sondern ein größerer Teil desselben knorpelig geblieben und dieser knorpelige Teil orolateral gelegen war. Nehmen wir an, daß bei den Vorfahren der Mammalia die Verhältnisse ähnlicher Art waren: ein mediocaudaler Teil des Gelenkstückes des Meckel'schen Knorpels verknöchert, ein laterooraler nicht verknöchert; der erstere zugleich kleiner und in Zusammenhang mit dem Goniale (Postoperculare), der andere größer und mit dem Dentale, insbesondere dem aufsteigenden Aste desselben, verbunden, in ähnlicher Weise wie bei *Chelone* das Gelenkstück, durch die beschriebene laterale Knorpelplatte des Gelenkstückes, mit dem Supraangulare verbunden ist.

Ferner kann hier auf gewisse Embryonalverhältnisse der *Didelphys* hingewiesen werden: ich meine die geringe Größe der Entfernung des Kiefergelenkes vom Hammeramboßgelenke. — Bekanntlich liegt bei fast allen Mammalien das Kiefergelenk v o r dem Hammeramboßgelenke, nur ganz ausnahmsweise neben oder gar hinter demselben. Die Entfernung aber in denjenigen Fällen, in welchen es v o r dem Hammeramboßgelenke liegt, ist bekanntlich in den einzelnen Gruppen ganz verschieden, und hängt offenbar zusammen mit dem Maße der Verkürzung, welche der Kiefer, im Dienste der Ernährungsweise, erfahren hat. Auch wenn man die Vorstellung teilt, daß das Kiefergelenk eine vollkommene Neubildung v o r dem alten Gelenke sei, wird man diejenigen Zustände für ursprünglich halten, in welchen diese Entfernung gering ist; ganz besonders aber wird man dies tun, wenn man die von R a b l ausgehende, von mir jetzt geteilte und hier vorgetragene Ansicht hat. Als ursprünglichen Zustand wird man bei dieser letzteren Vorstellung einen solchen fordern, in welchem der caudale Teil des Kiefergelenkes im Bereiche des Hammeramboßgelenkes, und zwar neben dem vorderen Teile desselben, gelegen war; und diejenigen Fälle nun, welche in rezenten Formen diesem Zustande gleich oder nahe kommen, wird man als entsprechend primitiv erachten. — Es ist nun gewiß beachtenswert, daß in *Didelphys*, als welche ich unter den lebenden Mammalia ditremata, ja Mammalia überhaupt, in mancherlei Punkten für relativ primitiv halte, die Entfernung zwischen Hammeramboßgelenk und Kiefergelenk nicht sehr groß ist, wenngleich auch hier das letztere immer noch etwas v o r dem ersteren gelegen ist. Bei ganz jungen Embryonen aber, von etwa $1\frac{1}{2}$—$1\frac{3}{4}$ cm Scheitelsteißlänge, ist diese Entfernung relativ recht gering; sie beträgt, in einer meiner Serien, gemessen zwischen dem caudalen Rande der Anlage des Kiefergelenkes (eine Gelenkspalte ist noch nicht da)

und dem oralen Rande des Hammeramboßgelenkes (eine Gelenkspalte fehlt auch hier) nur 250—300 μ. Nimmt man die Skelettkomponenten als solche zum Maßstabe, also den Condylus mandibulae und den noch knorpeligen Malleus, so wird die Entfernung noch wesentlich geringer, indem in der Serie das caudale Ende der Condylusanlage (des knöchernen Dentale) fast in gleicher Ebene liegt wie das vordere Ende des knorpeligen Hammers, bezw. in gleicher Ebene mit dem Übergange des Hammerkopfes in den Spangenteil des Meckel'schen Knorpels; kurz: das caudale Ende des Dentale, und zwar seines aufsteigenden Fortsatzes mit der ihm aufgelagerten Anlage des später knorpeligen Condylus, erreicht in der Serie fast die Seite des Hammers, und zwar des Hammerkopfes; d. h. es liegt hier ein Zustand vor, welcher dem soeben im Sinne der von Rabl und mir vertretenen Ansicht geforderten Ausgangszustande der Ausbildung des mammalen Kiefergelenkes sehr nahe kommt, welches um so mehr hervortritt, wenn man sich vergegenwärtigt, daß das dem Hammer zugrunde liegende Skelettmaterial phylogenetisch doch in der Größenentfaltung zurückgeblieben ist. — In solchen Fällen schon, wie demjenigen der *Didelphys*, gibt es gewiß kaum noch morphologische und physiologische Schwierigkeiten für die Vorstellung, daß das Gelenkstück des Meckel'schen Knorpels eine Knorpelplatte auf das Dentale, insbesondere auf die obere Fläche des aufsteigenden Fortsatzes desselben, ausgesandt, und das Dentale sich dann, vermittelst dieser Platte, an dem Aufbau des Kiefergelenkes beteiligt habe, so ähnlich, wie es das Supraangulare der *Chelone* tut[1]. Gar keine Schwierigkeiten bereitet die hier vertretene Vorstellung, wenn man annimmt, daß bei den Vorfahren der Mammalia das Dentale das Gelenkstück des Meckel'schen Knorpels erreicht und sich an dessen Seite angelehnt habe. Die Beteiligung des Dentale an dem Aufbau des Gelenkes, vermittelst einer ihm vom Articularknorpel aufgelagerten Knorpelplatte, war dann ohne weiteres möglich. Und so nehme ich denn an, daß bei den Vorfahren der Mammalia das Dentale, vermittelst einer ihm vom Gelenkstücke des Meckel'schen Knorpels aufgelagerten Knorpelplatte, der Aufbau der orolateralen Hälfte des Kiefergelenkes übernommen hatte, der knöcherne Teil des Gelenkstückes dagegen, also das knöcherne Articulare, welches, ähnlich wie es bei Schildkröten vorkommt, in seiner Größe reduziert, nicht das ganze knorpelige Gelenkstück, sondern nur einen Teil desselben, einnahm, den caudomedialen Teil des Gelenkes bildete, wobei zugleich das Goniale dem knöchernen Articulare angeschlossen gewesen war; so daß also die gemeinsame transversale Achse der beiden Gelenkhälften durch den caudalen Abschnitt des (vom Dentale vermittelst der Articularknorpelplatte gebildeten) orolateralen Teiles, und den oralen Abschnitt des (vom knöchernen Articulare, zusammen mit dem Goniale, gebildeten) caudomedialen Teiles ging. Indem nun der orolaterale Teil der Gelenkskomponenten sich allmählich mehr und mehr vergrößerte, vor allem in caudaler Richtung, und zwar besonders an seinem mediocaudalen Rande, der caudomediale dagegen an Größe zurückblieb, und zwar vor allem in seinem vorderen Teile und seinem orolateralen Rande, fiel der letztere schließlich ganz aus dem Bereiche der transversalen Bewegungsachse heraus, welche nunmehr dem ersteren, dem vom Dentale zusammen mit der ihm verbundenen Knorpelplatte gebildeten Teile, allein zukam. Indem sich dann schließlich beide Teile vollständig voneinander trennten, entstanden bei den unmittelbaren Vorfahren der Mammalia das Kiefer- und Hammeramboßgelenk, nach dem gleichen Prinzipe, wie dieselben bei den rezenten Mammalia vorliegen (wobei ich von den zahlreichen Varianten absehe).

Weiter will ich jetzt auf die physiologische Seite der Frage nicht mehr eingehen.

---

[1] Ich will hier kurz bemerken, daß bei *Didelphys* am knorpeligen Hammer des Embryos (von $1\frac{1}{2}$—$1\frac{3}{4}$ cm Scheitelsteißlänge), oberhalb des oberen Randes des vorderen, aufsteigenden (seitlich vom Hammer gelegenen) Teiles (Schenkels) des Tympanicums, ein kleiner seitlicher (lateralwärts gerichteter), in Fortsetzung der Gelenkfläche gelegener Knorpelfortsatz vorhanden ist, welcher seiner Lage nach einem Teile (ganz rudimentären Reste) des caudalen Abschnittes der Knorpelplatte des Articularknorpels, welche sich bei *Chelone* auf das Supraangulare legt, entsprechen könnte. Die Lage des betreffenden Teiles des Tympanicums zu diesem Knorpelfortsatze erinnert etwas an die Lage des caudalen Teiles des Supraangulare der *Chelone* zu der betreffenden Knorpelplatte. Leitet man das Tympanicum, wie es van Kampen und Gaupp tun, von einem Unterkieferdeckknochen ab, so kommt nach den Verhältnissen der *Didelphys*, im Vergleich zu *Hatteria* und *Chelone*, wobei ich vor allem an die Nerven und ihr Verhalten denke, m. E., in erster Linie das Supraangulare als Vergleichsobjekt in Betracht; welches der ursprünglichen Ansicht van Kampen's entspricht.

Es fragt sich nur noch, ob die Entwicklungsgeschichte der rezenten Mammalia noch einen Anhalt dafür bietet, daß die Sache in der Phylogenese tatsächlich so vor sich gegangen sei, wie sie hier auseinandergesetzt wurde; vor allem dafür, daß der Knorpel des Condylus mandibulae mammalium vom Meckel'schen Knorpel, insbesondere dem Gelenkstücke desselben, entstammt. Ich kann dazu nichts anderes anführen, als was ich früher schon, im Anschlusse an Drüner (1904), über diesen Punkt auseinandergesetzt habe (1905, 1906 und 1909, Arch. f. Anatomie, Suppl.): daß Drüner bei der Maus, ich beim Kaninchen in den Embryonen ein Blastem gefunden haben, welches mit der Anlage des Meckel'schen Knorpels in Zusammenhang steht und seitlich von demselben abgeht, also nicht in der gleichen Flucht mit dem Spangenteile liegt. Dieses Blastem soll nach uns die Anlage des Condylus mandibulae sein. Bei einem Katzenembryo von 5,5—6 mm Msl (Mittelhirnschnauzenlänge) habe ich ausnahmsweise einmal noch die bereits vorknorpelige Anlage des Condylus mit der bereits knorpeligen ersten Visceralspange in Zusammenhang gefunden und dies auch abgebildet (in Fig. 44, p. 407, meiner Arbeit über die Cynodonten und Mammalia, aus 1911, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 14). Freilich haben Vinogradoff (1910) und Jenkinson (1911) unsere Angaben nicht bestätigt. Jenkinson besonders, welcher seine Untersuchungen an Mausembryonen vornahm, wendet sich direkt gegen mich. Gaupp hat sich diese, den meinigen entgegengesetzten Angaben zunutze gemacht, in seiner neuesten Arbeit (1912/13): er kommt zu dem Schlusse, daß die von Drüner und mir beobachteten Blasteme wahrscheinlich überhaupt nicht Anlagen selbständiger Skelettstücke seien und noch nicht mit einiger Berechtigung als Abkömmlinge des Meckel'schen Knorpels und damit als von primordialer Herkunft betrachtet werden könnten (p. 380)[1]. Ich kann, die Bestätigung der Berechtigung meiner Worte getrost der Zukunft überlassend, nur sagen: ich habe trotz der gegensätzlichen Angaben Jenkinson's nichts, nicht das geringste von meinen tatsächlichen Angaben, soweit es sich um Beobachtungen handelt, zurückzunehmen. Zugleich spreche ich es offen aus, daß ich der Meinung bin, daß die sehr sorgfältigen Beobachtungen Drüner's (1904) ebensowohl wie die meinigen es mit den, verglichen mit jenen, doch wohl relativ wenig eingehenden Beobachtungen Jenkinson's wohl noch aufnehmen können. Gegen die zahlreichen Rekonstruktionen der ganzen in Betracht kommenden Gegend, welche Drüner und ich gegeben haben (vergl. die Tafeln meiner Arbeiten aus 1905, 1906 und 1909, Arch. f. Anat., Suppl.), gehalten, erscheinen mir Jenkinson's Bemühungen doch etwas dürftig. Ich sehe daher weiteren, mehr eindringenden Nachprüfungen mit vollkommener Ruhe entgegen, und erinnere mich dabei, unter vielem anderen, der Goette'schen Darstellung und Begründung der Existenz zweier verschiedener Rippenarten (Pleuralbögen und echter Rippen) in seiner „Unke" und deren anfängliche Aufnahme (ich verweise auf Gegenbaur's Kritik aus 1876 in Morphol. Jahrbuch, Bd. 1, p. 306—315, und Gegenbaur's spätere Auffassung aus 1898, Vergleichende Anatomie, Bd. I); oder auch des Schicksales der Goette'schen Angaben über die Entwicklung und Herkunft der roten Blutzellen in den Amphibien (Unke, 1875) und *Petromyzon* (1890), welche erst ganz neuerdings zu gebührender Ehre gekommen sind (vergl. die neueste Auflage des O. Hertwig'schen Lehrbuches der Entwicklungsgeschichte, oder die Entwicklung des Blutes in dessen Handbuche)[2]. — Ich halte

[1] Zugleich weist Gaup (p. 342) darauf hin, daß diese Blasteme, trotz der außerordentlich zahlreichen Untersuchungen, vor Drüner noch von niemanden gesehen bezw. als selbständige Gebilde erkannt worden seien. Dies ist aber wohl kein Beweis gegen die Existenz jener Blasteme und ihre Bedeutung. Auch die Steißdrüse und das Atrioventricularbündel, bezw. der Zusammenhang der Vorhofs- und Kammermuskulatur des Herzens durch dasselbe, sind erst sehr spät entdeckt worden, das letztere nicht einmal von einem Anatomen, obwohl jahrhundertelang zahlreiche Anatomen die Steißgegend und das Herz gründlich präpariert haben. Es liegt mir fern, die Auffindung der in Rede stehenden Blasteme etwa mit Luschka's Entdeckung, welche bekanntlich einen Hyrtl (in seinem Lehrbuche) zu einem Hymnus auf den Entdecker der Steißdrüse begeistert hat, mit diesem Hinweise etwa in eine Linie zu stellen.

[2] Ebenso halte ich, gegen Jenkinson, aufrecht alle meine Angaben von Beobachtungen über die Entwicklung des Crus longum incudis, Manubrium mallei und Stapes. Ich warte, bis meine Angaben über die Verhältnisse der Blastemstufe wirklich genau und auch an Modellen, welche zugleich die Nachbarteile mitberücksichtigen, nachgeprüft werden. — Nur über das Crus longum incudis mögen hier bereits einige wenige Worte Platz finden. Die von mir, auf Grund der Richtung der Differenzierung des Blastems, aus welchem das Crus longum incudis hervorgeht, und der Lage desselben (nämlich: weil

also Drüner's und meine Angaben über das dem Knorpel des Condylus mandibulae mammalium zugrunde liegende Blastem aufrecht, und leite dasselbe von der ersten Visceralspange, insbesondere vom seitlichen Teile ihres Gelenkstückes, ab. Sieht man sich die Modellabbildung in Fig. 6 auf Taf. I meiner Arbeit aus 1906 (Archiv

die Differenzierung peripher beginnt und dieses zuerst auftretende Blastemstück, neben dem Stapes, in dem Hyoidbogen gelegen ist, und von hier aus die Differenzierung, nach dem Zurückweichen des dorsalen Teiles der ersten Schlundtasche von dem Ectoderm und Untergange desselben, in den Mandibularbogen hinein sich fortsetzt, und dann also z. T., und zwar zum größten Teile, auch im Mandibularbogen liegt), mutmaßlich angenommene Herkunft des Crus longum incudis vom Hyoidbogenskelette und seine Parallelstellung mit dem zweifellos vom Hyoidbogenskelette stammenden Processus internus der Reptilienextracolumella (direkt abgeleitet von dem Processus internus habe ich das Crus longum incudis ja nicht) weist Gaupp (1912/13, p. 333) u. a. durch den Hinweis zurück, daß der Processus internus nicht nur mit dem Hyoidbogenskelette zusammenhänge, sondern auch im Hyoidbogen läge. Das letztere ist jedoch nicht ganz richtig. Wie man sich an *Lacerta*-Embryonen mit sehr jungen Stufen der Bicolumellaentwicklung überzeugen kann, liegt das Blastem des lateralen Teiles der Bicolumella, ganz besonders dasjenige der Extracolumella, fast unmittelbar caudal von der ersten Schlundtasche, d. h. dicht hinter derselben. Der Processus internus, welcher sich später, mit seinem cranialen (vorderen) Ende, an das Quadratum anlegt, muß, zu diesem Zwecke, ebenfalls, nach dem Zurückweichen der Schlundtasche von dem Ectoderm, sich in den Mandibularbogen hinein vorschieben, sonst könnte er nicht zu dem, vor der Schlundtasche gelegenen Quadratum gelangen und sich an demselben festheften; dieses vorderste, dem Quadratum verbundene Stück des Processus internus liegt also m. E. im Mandibularbogen, der Processus internus also durchaus nicht ganz im Hyoidbogen. Das stimmt also m. E. mit meinen Beobachtungen und Angaben über die Differenzierung und Lage des Blastems des Crus longum incudis recht gut überein. Ob nun die Strecke im Hyoidbogen oder diejenige im Mandibularbogen größer ist, macht keinen prinzipiellen Unterschied und Gegensatz aus.

Schließlich bemerke ich noch folgendes: Gaupp behauptet wiederholt (z. B. 1912/13, p. 332, p. 368), ich hätte früher (1906, Arch. f. Anat., Suppl., p. 47 und 48) den Processus internus der Reptilienextracolumella von dem, meiner Ansicht nach labyrinthären Stapes, also ebenfalls von der Ohrkapsel, abgeleitet, und damit auch das Crus longum incudis der Mammalia, da ich dieses ja mit dem Processus internus in Parallele gestellt hätte. Das ist aber nicht richtig; ich habe dies nie getan, auch niemals tun wollen, und Gaupp hat aus jener Stelle etwas herausgelesen, was sie nicht besagen sollte. Ich habe niemals daran gedacht, das Crus longum incudis der Mammalia oder den Processus internus der Reptilien von der Ohrkapsel abzuleiten, wenn ich auch den Stapes von derselben ableitete (hauptsächlich auf Grund meiner Beobachtungen über die Genese der Columella auris der Amphibien, insbesondere der Urodelen), und habe nicht erst nachträglich (1907, Verhandlg. der anat. Gesellsch.)*, wie „von jeher alle Autoren" (Gaupp, 1912/13, p. 332), erkannt und anerkannt, daß der Processus internus der Reptilien hyaler Natur ist. Diese Ansicht habe ich immer gehabt. — Jene Stelle aus 1906 (Archiv für Anatom., Suppl., p. 47 und 48) sagt nirgends, daß ich den Processus internus der Reptilienextracolumella genetisch von dem Otostapes ableite. Ich habe nur, auf Grund der damals vorliegenden Untersuchungen Versluys' (1903), gesagt, daß der Processus internus vom medialen Abschnitte der Bicolumella auris, also dem Otostapes, aus gegen die Pars praeauricularis Quadrati hinwächst. Wie aus dem ganzen Zusammenhang meiner Darstellung hervorgeht, sollte damit nicht etwa auf die phylogenetische Herkunft des Processus internus, als etwa vom Otostapes, welchen ich von der Ohrkapsel ableitete, hingewiesen werden, sondern nur auf die Richtung der Differenzierung und Entstehung des Processus. Auch war ich mir dabei sehr wohl bewußt, daß Versluys den Begriff „Otostapes", auf Grund seiner Ergebnisse, nicht genetisch, sondern rein topographisch faßte und gelten ließ, und den Otostapes s. Stapes ebenfalls von dem Hyoidbogenskelette ableitete, wie ich in der gleichen Arbeit an anderer Stelle (p. 8, Fußnote) ausdrücklich hervorgehoben habe; ferner daß nach Versluys die Grenze zwischen lateralem und medialem Abschnitte in dem knorpeligen und definitiven Zustande nicht die gleiche sei. Die diesbezüglichen Bemerkungen Gaupp's, auf p. 332 (1912/13), daß ich Versluys' und C. K. Hoffmann's Angaben wohl in irrtümlicher Weise zusammenkombiniert und bei Versluys manches übersehen hätte, sind also unrichtig und hinfällig. — So wird es denn auch verständlich, daß ich, 1906, p. 47, gesagt habe: „Der Processus internus wächst vom Otostapes aus, differenziere sich also zuerst in seinem caudalen Abschnitte und wächst cranialwärts gegen die Pars praeauricularis Quadrati vor, bis er auf diese auftrifft. Das Crus longum incudis differenziert sich höchstwahrscheinlich ebenfalls zuerst in seinem caudalen Abschnitte und wächst cranialwärts gegen die Anlage des Amboßkörpers vor." Es kam mir also nur darauf an, darauf hinzuweisen, daß der caudale Teil des Processus internus zuerst entsteht, und dann vergleichend auf die ähnlichen Vorgänge bei der Differenzierung des Blastems des Crus longum incudis aufmerksam zu machen und weiter die vielfach gleichen oder sehr ähnlichen Lagebeziehungen beider Skelettstücke hervorzuheben, um so eine Grundlage zu gewinnen für die Parallelisierung beider, nicht etwa für eine direkte Ableitung des einen vom anderen. — Daß ich mit meinen Worten und Sätzen nicht eine Ableitung des Processus internus von der Ohrkapsel vertreten wollte, das, meine ich, geht aus dem ganzen Zusammenhange hervor, wenn ich es auch nicht direkt ausgesprochen habe; eben weil es mir nicht auf die Phylo-

* Nebenbei sei bemerkt, daß zwischen dem Erscheinen meiner Arbeit aus 1906, welche im Supplementhefte des Archivs für Anatomie für 1906 erschien und daher erst zu Anfang des Jahres 1907 (ich glaube es war Februar) ausgegeben wurde, und meinem Vortrag (1907) auf der Anatomenversammlung zu Würzburg (April) kaum eine nennenswerte Zeit dazwischenlag; so daß schon dadurch auch für den Fernerstehenden wahrscheinlich ist, daß in beiden Arbeiten die gleiche Ansicht die Grundlage bildete.

f. Anatomie, Suppl.) an, so erkennt man, daß dieses Blastem (welches in der betreffenden Figur mit A bezeichnet ist) sich direkt an den vorderen Teil des Caput mallei anschließt; also sehr wohl zum Gelenkteile der Spange hinzugerechnet werden kann. Daß es sich dabei wirklich um die Anlage des Condylusknorpels handelt, geht aus den früher von Drüner und mir mitgeteilten topographischen Tatsachen hervor: z. B. daß unmittelbar vor dem Blastem der Nervus massetericus und seine Ebene liegt; bekanntlich verläuft der Nerv später unmittelbar vor dem Condylus quer über die Incisura semilunaris mandibulae hinweg. Bezüglich alles Weiteren verweise ich auf Drüner's (1904) und meine früheren (1906, 1909) Ausführungen.

Nur so viel möchte ich hier noch einmal zusammenstellen und betonen: Das Blastem, welches Drüner und ich als die Anlage des Condylus mandibulae mammalium betrachten, liegt nicht in der gleichen Flucht wie der Spangenteil des Meckel'schen Knorpels und der Malleus, sondern seitlich von denselben, und zwar lateralseitlich; in ähnlicher Weise liegt das Chondroblastem, aus welchem die dem Supraangulare der *Chelone* aufgelagerte Knorpelplatte des Gelenkstückes hervorgeht, durchaus nicht in der Flucht der Meckel'schen Spange, sondern ganz seitlich von derselben, und zwar auch lateralseitlich. Das Condylusblastem verknorpelt relativ spät; das gleiche tut die genannte Knorpelplatte der *Chelone*. Der Condylusknorpel erscheint ins Periost des Deckknochenteils der Mandibula eingeschlossen; beim älteren Alligator- und *Chelone*-Embryo geht die Knorpelplatte, wie oben gezeigt (und abgebildet), an mehreren Stellen direkt in das Periost des Supraangulare, also auch eines Deckknochens, über. Das Condylusblastem schließt sich beim Kaninchenembryo unmittelbar nach vorn zu an den Malleus an, jene Knorpelplatte der *Chelone* und des Alligators geht vom Gelenkstücke aus und erstreckt sich beim Alligatorembryo nicht nur seitwärts, sondern auch vorwärts. Ich glaube: Alles das rechtfertigt es, wenn man die beiderseitigen Knorpelteile, die in Rede stehende Knorpelplatte des Alligators und der *Chelone* und den Condylusknorpel der mammalen Mandibula, zueinander in Parallele stellt. Ich will nicht sagen, daß gerade die bei *Chelone* vorhandene Knorpelplatte die direkte Vorläuferin des Condylusknorpels der Mammalia gewesen sein muß, wenngleich es m. E. durchaus morphologisch möglich wäre, einen direkten genetischen Zusammenhang zwischen den beiden anzunehmen, sondern nur so viel, daß bei den Vorfahren der Mammalia sich ein solcher oder ähnlicher (vielleicht aber auch der gleiche) Knorpelfortsatz des Gelenkstückes der Meckel'schen Spange, welcher zugleich, in erheblichem Maße, an der Gelenkbildung beteiligt war (gleich jener Platte bei *Chelone* und dem Alligator), vom Gelenkstücke ausgehend, sich auf das Dentale, und zwar auf den Condylusteil des Processus ascendens desselben, erstreckt und demselben aufgelagert habe und dann schließlich mit demselben verschmolzen sei, indem er von demselben umwachsen wurde und seine Verknöcherung erhielt; das letztere in ähnlicher Weise, wie der Gelenkteil des Quadratknorpels der *Salamandra* seine Verknöcherung beginnt an derjenigen Stelle, an welcher zuvor das Quadratojugale (also ebenfalls ein Deckknochen) mit ihm verschmolzen ist, so daß sich die Verknöcherung des Knorpels unmittelbar an den Knochen des Deckknochens anschließt; die Verknöcherung des letzteren also gleichsam sich in den Knorpel hinein fortsetzt[1]. Die beschriebenen Verhältnisse der *Chelone* und des Alligators liefern wenigstens teilweise eine Analogie zu der ganzen hier entwickelten Vorstellung und können dazu dienen, diese faßlich und plausibel zu machen.

Die Verhältnisse des Musculus Tensor tympani, Nervus auriculotemporalis und mylohyoideus erklären sich auch bei der hier vorgetragenen Ansicht ohne weiteres; ebenso das Verhalten der gesamten Kiefermuskulatur der Mammalia.

---

genese, sondern auf die Homologie bezw. Parallelstellung ankam. Vielleicht hätte ich es aber besser schon damals ausgesprochen, daß ich den Processus internus zum Hyoidbogenskelette rechne, indem ich, wie später (1907, Verhandlg. der anat. Gesellsch.), darauf hingewiesen hätte, daß nach meinen Befunden an *Lacerta* im Blastemstadium die Grenze zwischen Extracolumella und Stapes eine andere ist als (nach Versluys) im Knorpelstadium, und der Processus internus zur Extracolumella, also auch nach meiner Ansicht zweifellos zum Hyoidbogenskelette gehört.

[1] Dieses hier berührte Verhältnis zwischen Quadratojugale und Quadratknorpel der *Salamandra* habe ich schon früher beschrieben und abgebildet, p. 189 und Fig. 47 und 48 auf Taf. IX meiner Arbeit über die Entwicklung der Clavicula der *Talpa* und des *Erinaceus* (1912).

Bezüglich des Tensor tympani bemerke ich kurz folgendes: Bei den Schildkröten setzt sich bekanntlich ein Teil der Pterygoidmuskulatur am Gelenkstücke des Meckel'schen Knorpels an, und zwar z. T. entlang dem medialen Gelenkrande desselben (entsprechend dem oberen Rande des Goniale). Es ist derjenige Muskel, welchen Versluys (1904) bei den Lacertiliern Pterygoideus nennt, und dessen lateraler Seite ich in meinen Embryonalserien von *Lacerta* die Chorda tympani, auf ihrem Wege zu ihrem Unterkieferkanale, streckenweise (kurz vor dem Eintritte des Nerven in den Kanal) anliegen sehe. Bei *Chelone* vermisse ich diese Beziehung, da ich eine Chorda tympani in *Imbricata* nicht finden kann. Bei *Emys* gestalten sich die Beziehungen des Nerven zu dem Muskel, nach Ausweis meiner Embryonalserien, etwas anders als bei *Lacerta* (offenbar weil der Muskelansatz etwas anders ist — am medialen Rande des Gelenkes entlang), doch will ich hierauf jetzt nicht näher eingehen. Auf einen solchen Muskelteil wird man wohl den Tensor tympani zurückzuführen haben. Doch wird man auch dann vielleicht für manche Formen eine geringfügige Verlagerung seines Ansatzes anzunehmen haben, indem sich der Muskel z. B. beim Menschen am oberen Ende des Hammergriffes ansetzt. Ich halte es sehr wohl für möglich, daß sich auf diese Weise die Verschiedenheit im Verhältnisse des Verlaufes der Chorda tympani zur Sehne des Muskels in den einzelnen Mammaliengruppen (über derselben, unter derselben, durch dieselbe; über welchen Punkt ich vor allem auf Bondy [1907], daneben auf Drüner [1904] und Bender [1906/07] verweise) erklärt.

Der Nervus auriculotemporalis, bezw. sein Homologon, verläuft bei Nonmammalien nicht selten am caudalen Rande des Dentale vorbei. So z. B. bei *Hatteria*, für welche ich es früher an dem Modelle des Unterkiefers eines 4 cm langen Embryos dargestellt habe (s. Fig. 48 b auf p. 209 [n. ct.] meiner Arbeit aus 1909, Arch. f. Anat., Suppl.). Auch bei den Cynodonten wird er so verlaufen sein, da nicht gut ein anderer Platz für ihn bleibt. Bei den Embryonen dieser Tiere wird er, wie auch sonst stets bei den Reptilien, den Meckelschen Knorpel vor dem Gelenkstücke überquert und sich dann zur caudalen Seite des Hinterrandes des Dentale gewendet haben. Wenn nun bei diesen Tieren im erwachsenen Zustande der Spangenteil des Meckel'schen Knorpels nicht mehr vorhanden war, so wie es bei den Säugern der Fall ist, dann wird der Nerv zum Articulare ähnlich gelagert gewesen sein, wie in den Mammalien zum Condylus mandibulae: indem er am hinteren Rande des Dentale vorbeilief, wird er zum Articulare im ganzen ebenfalls eine caudale Lage gehabt haben, da das letztere dem Processus ascendens des Dentale angeschlossen war (man vergl. Textfig. 180 und 181, p. 300). Bei den Mammalia verläuft der Nerv bekanntlich am caudalen Rande der Mandibula herum; beim ($1\frac{1}{2}$—$1\frac{3}{4}$ cm langen) *Didelphys*-Embryo vorbei am caudalen Rande des Deckknochenteiles der Mandibula, also wohl des Dentale, unterhalb des Condylus, er liegt beim Embryo zwischen dem caudalen Teile des Dentale und dem Tympanicum, ähnlich wie bei *Hatteria* zwischen Dentale und Supraangulare (siehe meine soeben angeführte Figur). Wie meine Embryonalserien vom Kaninchen beweisen, verläuft er vor dem Blastem, welches ich für das Condylusblastem halte und welches dem Meckel'schen Knorpel seitlich aufsitzt, vorbei und kreuzt vor demselben den Meckel'schen Knorpel. Löst sich dann das Blastem von der Meckel'schen Spange ab und schließt sich dem aufsteigenden Fortsatze des Dentale an, so verläuft der Nerv zwar noch vor der Hammeranlage der Spangen, kommt aber hinter die Condylusanlage zu liegen, eben weil das Blastem oben auf dem Processus ascendens des Dentale liegt, um dessen Hinterrand herum der Nerv von Anfang an verlief. Das Nähere habe ich schon früher auseinandergesetzt (1905, 1906, 1909, Arch. f. Anat., Suppl.), auf welches ich hier verweise.

Das Verhalten des Nervus mylohyoideus zum Meckel'schen Knorpel und dem Condylusblastem bietet keine Schwierigkeit: der Nerv umschlingt beim Embryo den Meckel'schen Knorpel ein Stück weit vor dem Blastem. Das Blastem hat zu dem Nerven zugleich eine seitliche (caudolaterale) Lage, und ebenso später der Condylus. Das spricht aber nicht gegen die hier gegebene Ableitung des Condylusknorpels vom Knorpel des Gelenkstückes der Meckel'schen Spange: die vielfach genannte laterale Platte des Gelenkstückes der Meckel'schen Spange der *Chelone* hat ganz genau die gleiche seitliche (laterale) Lage zum Nervus mylohyoideus,

welcher auch hier beim Embryo ein Stück weit vor dem Gelenkstücke die Spange umschlingt[1], so daß also die erwähnte seitliche Platte des Gelenkstückes im ganzen zu dem Nerven eine caudolaterale Lage hat; genau wie das Condylusblastem des Mammalienembryos, zumal auf junger Stufe, wann das Blastem noch der Meckelschen Spange verbunden ist. Voit's (1909, p. 601 und 602) Anführung der Tatsache, daß der Condylusknorpel lateral zur Ebene des Nervus mylohyoideus liegt, als eines Zeugnisses gegen die Abkunft der Condylusanlage von der Visceralspange, ist danach nicht stichhaltig. Schon in meine frühere Auffassung ließ sich das Verhalten des Nervus mylohyoideus ohne weiteres einreihen; und ebenso in meine jetzige.

Auch die Art der Lagebeziehungen der Chorda tympani zum Kiefergelenke der Mammalia, welche ja bekanntlich abweicht von derjenigen der Beziehungen des Nerven zum Kiefergelenke der Nonmammalia, ist bei der vorgetragenen Ansicht ohne weiteres zu verstehen. Jene laterale Knorpelplatte des Gelenkstückes der Visceralspange des Alligators (und bei *Chelone imbricata* wäre das gleiche der Fall, wenn eine Chorda tympani in typischer Lage vorhanden wäre) liegt ja, weil ganz lateral vom Gelenkstücke abgehend, ganz außerhalb des Bereiches unmittelbarer Beziehungen zu dem Nerven, da derselbe bekanntlich an die mediale Seite des Gelenkstückes der Visceralspange herantritt; und nur mittelbare Beziehungen sind vorhanden, durch Vermittlung der übrigen, also medialen Teile des Gelenkstückes[2]. Denkt man sich nun die laterale Knorpelplatte vom übrigen Gelenkstücke abgetrennt, so kommt sie ganz außerhalb des Bereiches unmittelbarer Beziehungen zur Chorda tympani zu liegen, während der mediale und mediocaudale Teil des Gelenkstückes die unmittelbaren Beziehungen zum Nerven beibehält. Ganz ähnlich ist es nun auch bei den Mammalia in den Beziehungen des Condylus mandibulae bezw. Kiefergelenkes einerseits und des Incudomalleargelenkes andererseits zur Chorda tympani: das Incudomalleargelenk und seine Komponenten, als der an Größe reduzierte mediocaudale Teil des alten Gelenkes, haben unmittelbare Beziehungen zur Chorda bis auf den heutigen Tag bewahrt, das Kiefergelenk, als der stark vergrößerte orolaterale Teil des alten Kiefergelenkes der Mammalienvorfahren, hat, mit seiner Trennung von dem caudomedialen Teile, alle unmittelbaren Beziehungen zu dem Nerven, in dem ursprünglichen Sinne, eingebüßt; eben weil das Kiefergelenk der Mammalia sich aus dem lateralen (laterooralen) Teile des Kiefergelenkes der Mammalienvorfahren herausgebildet hat, die Chorda aber stets an die mediale Seite des alten Quadratoarticulargelenkes herantritt, d. h. an denjenigen Teil, welcher uns heute, als Derivat des alten Gelenkes, in den Mammalien als Incudomalleargelenk entgegentritt.

So glaube ich denn, daß auch bei näherer Untersuchung die von C. Rabl inaugurierte Vorstellung über die Herkunft des Kiefergelenkes und des Incudomalleargelenkes der Mammalia sehr wohl mit den morphologischen Tatsachen in Einklang zu bringen ist. Soweit ich sehe, gibt es keine Bedingungen und Verhältnisse

---

[1] Bei einem *Podocnemis*-Embryo habe ich an dem Wachsplattenmodelle des Unterkiefers zwei Rami circumflexi (N. mylohyoidei) gefunden, einen hinteren und einen vorderen (ähnlich wie bei *Lacerta*; bei *Hatteria* ist nur einer vorhanden; s. Fig. 48 a auf p. 209 meiner Arbeit aus 1909, Arch. f. Anat., Suppl.). Der vordere teilt sich dann, über dem Angulare, nochmals in zwei Nervenäste (s. Textfig. 179, p. 292). Das Nähere später im zweiten Teile der Arbeit!

[2] Dabei gehe ich bezüglich der speziellen Verhältnisse der Krokodile von Bender's (1906/07) Angaben aus, daß die Chorda tympani bei diesen Tieren hinter dem Kiefergelenke in ein Foramen des Processus retroarticularis einträte und weiterhin unter dem Articulare an der Innen-, also medialen Seite der Meckel'schen Spange nach vorn verlaufe. Ich selbst kann in meiner Serie des 5½ cm langen Krokodilembryos die Chorda tympani nicht mit Sicherheit erkennen, daher aus eigener Erfahrung über ihre Anwesenheit und ihren Verlauf nichts sagen. — Dagegen zeigt diese Serie, in welcher alle Deckknochen des Unterkiefers angelegt und bereits ziemlich weit entwickelt sind, mit aller Bestimmtheit, daß den Krokodilen kein Goniale (Postoperculare) zukommt; so daß also die Chorda ganz sicherlich nicht zu einem solchen in Beziehung treten kann. Baur's Angabe (1895, Anat. Anz., Bd. 11, p. 414), daß auch bei den Krokodilen auf der medialen Seite des Articulare ein Deckknochen liege, welcher mit dem Articulare im reifen Zustande verschmolzen sei, wobei es sich ja nur um ein Goniale handeln könnte (Baur nennt den betreffenden angenommenen Deckknochen Angulare), ist nach Ausweis meiner Serie ganz gewiß nicht richtig. Einen Deckknochen auf der medialen Seite des Articulare gibt es bei den Krokodilen, im Gegensatze zu den Schildkröten, Rhynchocephalen und Sauriern, nicht; wenigstens nicht bei *Crocodilus* (spec. ?, obige Embryonalserie) und *Alligator lucius*, welche ich prüfen konnte. Ob andere Spezies sich anders verhalten, bleibt noch festzustellen; ist aber nicht sehr wahrscheinlich.

in der topographischen Anordnung der Teile, welche dieser Vorstellung irgendwelche Schwierigkeiten bereiten; und die Tatsache der knorpeligen Präformation des Condylus mandibulae mammalium erklärt sich bei dieser Vorstellung m. E. jedenfalls wesentlich einfacher und ungezwungener als bei irgendeiner anderen, namentlich aber als bei der Annahme einer vollkommenen Neubildung des Kiefergelenkes zwischen zwei Deckknochen.

Nunmehr nur noch einige Worte über das Squamosum und seine Gelenkfläche, sowie die Tatsache, daß auch hier Knorpelbildung statthat. Auch dieser Knorpel entsteht ontogenetisch mehr oder weniger spät, gleich dem Knorpel des Condylus mandibulae. Daß diese Tatsache keinen Beweisgrund abgeben kann gegen eine Ableitung des Knorpels vom alten Primordialskelette, insbesondere also vom Chondrocranium, kann, auf Grund des Ablaufes der ganzen Genese des Knorpelskelettes, welcher sich immer über längere Zeit erstreckt, so daß oft auch ganz zweifellos primordiale Knorpelteile erst spät auftreten und entstehen, wofür ich schon oft Beispiele angeführt habe (z. B. auch in meiner Arbeit über die Entwicklung der Clavicula, 1912, p. 200—202), nicht mehr bezweifelt werden, und wird, in seiner neuesten Arbeit (1912/13, p. 359), wenn ich recht verstehe, auch von Gaupp anerkannt. — Ich stelle mir nun vor, daß, bei den Vorfahren der Mammalia, in ähnlicher Weise, wie das Gelenkstück des Meckel'schen Knorpels eine Knorpelplatte in laterooraler Richtung auf die Oberfläche des bis in das Bereich des Gelenkstückes und Gelenkes caudalwärts vorgedrungenen Processus ascendens des Dentale ausgesandt hat, und diese dann vom Dentale umwachsen wurde und von demselben aus auch ihre Verknöcherung erhielt, daß, sage ich, in ähnlicher Weise vom Gelenkstücke des Quadratums oder Quadratknorpels eine Knorpelplatte orolateralwärts ausgesandt wurde, diese sich auf die bis in die Nähe der Gelenksebene abwärts vorgedrungene, orolateral gelegene, an der Gelenkbildung beteiligte untere Fläche des Squamosums gelegt habe, dann von dem Deckknochen umwachsen wurde und von demselben aus verknöcherte, und sich (wahrscheinlich infolge der Art dieser Verbindung mit dem Deckknochen) schließlich von dem caudomedialen Teile des Quadratums trennte; kurz: daß sich hier der gleiche Vorgang abspielte, welchen ich soeben für das Dentale und die orolaterale Knorpelplatte des Gelenkstückes des Meckel'schen Knorpels beschrieben und erläutert habe; nur mit dem Unterschiede, daß es sich hier um das Squamosum und das Gelenkstück des Quadratums handelte[1]. Näheres brauche ich wohl nicht mehr auseinanderzusetzen.

Ich fasse meine Ansicht kurz, wie folgt, zusammen:

Ich bin der Meinung, daß bei den Vorfahren der Mammalia an dem Aufbau des Kiefergelenkes, als Skelettkomponenten, nicht nur das Quadratum und Articulare beteiligt gewesen sind, sondern, neben diesen, noch zwei Deckknochen, nämlich das Squamosum und das Dentale; jenes das Quadratum, dieses das Articulare unterstützend; in ähnlicher Weise, wie in *Chelone* und Alligator eine entsprechende Unterstützung des Articulare durch das Supraangulare geschieht. Die Beteiligung des Squamosums und Dentale an dem Aufbau des Gelenkes geschah aber nicht unmittelbar, nicht dadurch, daß sie selbst, mit eigenen Flächen, die Gelenkflächen ergänzt hätten — ein Modus, welcher an und für sich morphologisch sehr wohl möglich gewesen wäre —, sondern mittelbar, vermittelst Knorpelplatten, welche ihnen von den primordialen Gelenkskomponenten aufgelagert waren, vom Quadrat- und Articularknorpel, und zwar dem Squamosum vom Quadrat-, dem Dentale vom Articularknorpel; ganz in der Art und Weise, in welcher in *Chelone* und Alligator das Gelenkstück des Meckel'schen Knorpels eine Knorpelplatte auf die obere Fläche des bis an das Gelenk heranreichenden Supraangulare aussendet. Diese Knorpelplatten, welche also unmittelbar an der Gelenkbildung beteiligt waren, und zwar, da Squamosum und Dentale lateral lagen, notwendigerweise an der Bildung der lateralen Hälfte des Gelenkes, verschmolzen fest mit den Deckknochen, indem sie, ähnlich wie man das ja auch sonst sieht, von demselben umwachsen und zugleich in deren Verknöcherungszone mitaufgenommen wurden; ein Vorgang, durch welchen sie zugleich von den übrigen Teilen des Quadratum und Articulare abgetrennt und so zu integrierenden Bestand-

[1] Bezüglich gewisser, dabei zu beachtender Verhältnisse des Squamosums verweise ich u. a. auf meine Ausführungen in: 1911, Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 14, p. 425 und 426).

teilen der Deckknochen wurden, und zwar ihrer Gelenkflächen, dieselben ganz eigentlich bildend. Die so durch das Squamosum und Dentale gebildeten Teile des Gelenkes lagen, auf das ganze Gelenk bezogen, wahrscheinlich nicht nur lateral, sondern zugleich etwas oral, also laterooral, den laterooralen Abschnitt des Gelenkes bildend; die anderen, vom knöchernen Articulare und Quadratum gebildeten Teile mediocaudal, nicht nur medial, also den mediocaudalen Teil des Gelenkes bildend; so daß also die gemeinsame transversale Bewegungsachse durch den caudalen Abschnitt des orolateralen und den oralen Abschnitt des caudomedialen Teiles hindurchging. Ursprünglich, bei entfernteren Aszendenten der Mammalia, mögen sich die beiden Teile, vor allem was die Beteiligung an der Gelenkbildung betrifft, an Größe gleich gekommen sein, oder der mediocaudale wird anfangs sogar etwas größer gewesen sein als der lateroorale. Allmählich aber trat, in der Richtung nach den Mammalia zu, eine Veränderung in diesem Verhältnisse ein: der lateroorale Teil und seine Beteiligung an der Gelenkbildung wurde immer größer, der mediocaudale Teil dagegen kleiner. Indem dieser Prozeß sich in bestimmter Richtung vollzog, rückte schließlich der an Größe stark zurückgebliebene mediocaudale Teil ganz aus dem Bereiche der transversalen Kiefergelenksachse heraus und kam caudal hinter dieselbe zu liegen, während die Achse nun allein dem orolateralen Teile zukam. Der letztere, aus Dentale und Squamosum, nebst ihren von den Gelenkstücken der Meckel'schen Spange und des Quadratknorpels stammenden Knorpelüberzügen zusammengesetzt, bildete jetzt allein das, zwischen den beiderseitigen Knorpelplatten gelegene Gelenk, während der nunmehr sehr kleine mediocaudale Teil sich von dem anderen schließlich völlig loslöste und die Grundlage abgab für Hammer und Amboß und das Hammeramboßgelenk; und zwar so, daß das knöcherne Articulare, zusammen mit dem ihm, bei der Ablösung, verbunden gebliebenen, an Größe gleichfalls zurückgebliebenen medialen Deckknochen, dem Goniale, zur Grundlage der Hauptteile des Malleus (wahrscheinlich mit Ausnahme des Manubriums) wurde, das knöcherne Quadratum zur derjenigen der Hauptteile des Amboßes, vielleicht das Crus longum incudis, dessen Herkunft noch nicht ganz feststeht, ausgenommen, jedenfalls aber des Corpus incudis und des Crus breve, welch letzteres ganz zweifellos, wie ich schon früher (z. B. 1911, Zeitschr. f. Morph. u. Anthropol., Bd. 14, p. 432, und 1909, Arch. f. Anat., Suppl.) betont habe, demjenigen alten Teile des Quadratums entspricht, welcher von alters her die Verbindung des Skelettstückes mit der Ohrkapsel herstellt.

Das Kiefergelenk der Mammalia ist also keine Neubildung, unabhängig von dem alten Kiefergelenke der Vorfahren unter den Nonmammalien und gar vor demselben entstanden; es ist der Hauptteil des Kiefergelenkes der Mammalienvorfahren, an dessen Aufbau sich Dentale und Squamosum beteiligten; und das Hammeramboßgelenk ist ein Derivat dieses alten Gelenkes. Ich glaube, diese von C. Rabl inaugurierte Vorstellung wird sich durchsetzen.

Am Schlusse dieses Abschnittes noch folgende kurze Bemerkung: Wie oben schon kurz hervorgehoben, verwirft Lubosch (1911, p. 749 und 750) Rabl's, im vorstehenden entwickelte, von mir übernommene und etwas weiter ausgeführte Vorstellung, insbesondere soweit sie die Bildung und Entstehung des Kiefergelenkes der Mammalia betrifft; nämlich: dieselbe sei vom Standpunkte der Gelenksmorphologie unbefriedigend, und zwar deswegen, weil sie mit bereits vorhandenen Gelenkflächen rechne, nicht aber mit der notwendig zu fordernden Neugliederung des Knorpels. Diese Ansicht Lubosch's stützt sich auf seine Erfahrungen über den Bau und die Entwicklung der Wirbeltiergelenke im allgemeinen, und der auf Grund derselben vorgenommenen Vergleichung der Sonderungszustände des Quadratoarticulargelenkes der rezenten Quadrupeda nonmammalia einerseits und des Kiefergelenkes der Mammalia andererseits im besonderen; vor allem auf die Differenzen in der Beschaffenheit des histiologischen Aufbaues der die Gelenkflächen bildenden Skeletteile. Auf Näheres soll hier nicht eingegangen werden. Nur sei bemerkt, daß Lubosch den Knorpel in den Gelenkskelettkomponenten des Kiefergelenkes der Mammalia, und zwar in beiden, in der Fossa articularis des Squamosums und dem Condylus mandibulae, ebenfalls auf das Visceralskelett zurückführt, jedoch beide auf den Meckel'schen Knorpel, und zwar den Spangenteil desselben: und so versucht, die speziellen Verhältnisse durch eine Neugliederung des Knorpels innerhalb der Meckel'schen

Spange und Angliederung und Anschluß der betreffenden Knorpelteile an das Squamosum und die Mandibula zu erklären. — Ich kann Lubosch's Einwand gegen Rabl nicht für stichhaltig erachten. Die Neugliederung des Knorpels ist doch wohl nicht unter allen Umständen erforderlich: das Kiefergelenk der Haie beweist dies. Wie Lubosch (p. 748) selbst sagt, liegen im Quadratoarticulargelenke der Haie „Sonderungszustände vor, von denen aus das Kaugelenk der Mammalia immerhin ableitbar wäre." Dies beweist doch, daß das Quadratoarticulargelenk auch ohne Neugliederung „Sonderungszustände" hervorbringen, d. h. von den Umständen zur Hervorbringung solcher Zustände gezwungen werden kann, welche mit den Säugerverhältnissen in phylogenetischen Zusammenhang gebracht werden können. Damit wäre m. E. der wichtigste Punkt in der in Rede stehenden Frage entschieden, und zwar, wie ich urteile, gegen Lubosch's Einwand gegen Rabl. Lubosch selbst allerdings urteilt anders; er schreibt (p. 748): „Nur unter der Voraussetzung also, daß wir die Säugetiere unabhängig von den Amphibien, Stegocephalen und Sauropsiden auf einer Sonderbahn von selachierartigen Ahnen ableiteten, unter dieser Voraussetzung allein wäre die Histologie der Kaugelenke kein Hindernis für ihre Homologisierung. Dieser Voraussetzung widersprechen aber unsere sonstigen Erfahrungen von der Phylogenese der wichtigsten Organsysteme, widerspricht vor allem die Zusammengehörigkeit der Amnioten an der Wurzel, so daß hieraus die Sonderstellung des Kaugelenkes der Mammalia ohne weiteres folgt." Auch diesem Gedankengange kann ich nicht beipflichten: Wenn ich, zur Erläuterung und Erklärung eines Säugerzustandes auf Selachierverhältnisse hinweise, weil in der Reihe der lebenden Quadrupeda nonmammalia keine dem Säugerzustande unmittelbar vergleichbare Einrichtung existiert, so ist damit durchaus nicht gesagt, daß ich dann die Säuger phylogenetisch an selachierähnliche Vorfahren anschließen muß, mit Umgehung aller Quadrupeda nonmammalia, um die betreffende Einrichtung wirklich als in phylogenetischer Kontinuität mit den betreffenden Einrichtungen in den Nonmammalia, oder wenigstens die Möglichkeit einer solchen Kontinuität darzutun. Vielmehr liegt die Sache doch so: das Kiefergelenk der Selachier und seiner Komponenten beweist doch, daß das Quadratoarticulargelenk zur Produzierung von Zuständen fähig ist, welche den histiologischen Anschluß der Verhältnisse des Säugerkiefergelenkes und seiner Komponenten gestatten. Die morphologische Möglichkeit überhaupt ist also erwiesen. Wenn nun auch in den rezenten Quadrupeda nonmammalia Zustände nicht existieren, so besagt das nicht allzuviel: von rezenten Quadrupeda nonmammalia stammen die Mammalia nicht ab, und die rezenten Quadrupeda nonmammalia sind nicht die einzigen dieser Gruppe, die es gegeben hat. Die Säuger stammen zweifellos von ausgestorbenen Reptilien ab; und wir brauchen nur anzunehmen, daß in den näheren oder entfernteren reptilischen Ahnen der Mammalia die Verhältnisse es mit sich brachten, daß das Quadratoarticulargelenk dieser Tiere, wenigstens in demjenigen Teile, welcher, nach meiner oben auseinandergesetzten Ansicht, zum Kiefergelenke der Mammalia wurde, histiologische Verhältnisse ausbildete, welche den Anschluß der Säugerverhältnisse gestattete. Die Möglichkeit zu solchem Vorgange wird eben durch die Selachierverhältnisse erwiesen. Gewiß: wir können, da es sich um ausgestorbene Formen handelt, nicht den Beweis bringen, daß es so war; wir können nur die Möglichkeit zu solchem Geschehen darzutun versuchen; und das, meine ich, gelingt. Muß sich nicht auch Reichert's Theorie vielfach damit begnügen, ihre Postulate als möglich zu erweisen? Und andererseits: ist es nicht doch auch eine Art Neugliederung, wenn sich, wie oben angenommen, vom Quadratum- und Articularknorpel Teile abgliedern und sich den Deckknochen, behufs Gelenkbildung, anschließen? Freilich: der von Lubosch geforderten Art der Neugliederung entspricht es nicht ganz. Wenn wir aber sehen, wie es oben gezeigt wurde, daß sich in *Chelone* und Alligator die seitliche, dem Supraangulare sich anfügende Knorpelplatte dem Periost des Deckknochens innig verbindet, so kann, ähnliche Verhältnisse bei den Mammalienvorfahren vorausgesetzt, aus solchem Vorgange, im Verein mit der Abgliederung des Knorpels vom Mutterboden und der Angliederung an die Deckknochen und die Aufnahme in deren Periost, m. E. sehr wohl verstanden werden, wie es zu den spezifischen histiologischen Verhältnissen der Säuger kommen konnte und kam; um so mehr, als die Selachier beweisen, daß selbst ohne alle solche Vorgänge ähnliche Zustände wie in den Säugern entstehen können.

Ich halte also Lubosch's, auf die histiologischen Verhältnisse gegründeten Einwand gegen Rabl's, und damit ja auch gegen die von mir hier vertretene Anschauung nicht für entscheidend und die Berechtigung Rabl's und meiner Ansicht verneinend. Es darf doch auch darauf hingewiesen werden, daß auch in anderen primordialen und homologen Gelenken solche histiologische Unterschiede auftreten; z. B. im Schultergelenke: die Gelenkfläche des Schulterblattes zeigt bei den Vögeln eine dicke Faserschicht, im Gegensatze zum Schultergelenke der übrigen Quadrupeden. Das beweist, daß in einem primordialen Gelenke sekundär, auch ohne Neugliederung, Faserschichten entstehen können, und zwar isoliert in einer Gruppe. Warum soll das nicht im Quadratoarticulargelenke, oder demjenigen Teile desselben, welcher nach meiner Ansicht zum Kiefergelenke der Mammalia wurde, möglich sein? Lubosch führt selbst das Beispiel des Schultergelenkes der Vögel an (p. 744 und 745), aber er verwertet die Tatsache anders; die Begründung dessen (p. 745) erscheint mir indessen nichts weniger als zwingend.

Schließlich verweise ich auf das Incudomalleargelenk der Mammalia, das ja auch Lubosch für das ganze Quadratoarticulargelenk hält, selbst. Aus den Untersuchungen Frey's (1911) wissen wir, daß die Hammeramboßverbindung niemals den Charakter eines wahren Gelenkes besitzt: sie ist weder als ein einfaches, noch als ein Doppel- (Meniscus-) Gelenk zu betrachten. Die Verbindung ist bei einer größeren Anzahl von Säugern ankylotisch, und zwar knorpelig ankylotisch oder knöchernknorpelig ankylotisch. In anderen Fällen wird sie, in größerer oder geringerer Ausdehnung und Dicke, durch eine eigentümliche, aus degeneriertem Knorpel gebildete Zwischenschicht, oder durch fibrilläres Bindegewebe oder Faserknorpel gebildet. Nur die beiden letzten Formen seien hier kurz besprochen. — Das fibrilläre Bindegewebe findet sich vor allem als Gelenkband vor, die Oberfläche der beiden Knöchelchen überbrückend, vielfach jedoch auch als mehr oder weniger dichte Masse zwischen Hammer und Amboß überhaupt ausgespannt. An vielen Stellen strahlen auch von der Kapsel aus Bindegewebszüge in der Längsrichtung in den Zwischenraum zwischen den Knöchelchen hinein und gehen in die Zwischenschichte über. Dabei zeigt das Gewebe häufig Degenerationserscheinungen, bei welchen es sich sicherlich um eine durchaus normalerweise vorkommende Gewebsdegeneration handelt, wie solche überhaupt bei der Hammeramboßverbindung, vor allem auch im Knorpelgewebe, eine große Rolle spielt. Häufig gewinnt das, in manchen Formen, sich zwischen den beiden Knöchelchen, an der Stelle des Gelenkes befindende Bindegewebe Ähnlichkeit mit embryonalem Bindegewebe. — In anderen Fällen kommt wirklicher echter Faserknorpel vor, mit den zweifelslosen Kriterien eines solchen. Derselbe zeigt immer eine ganz bestimmte Anordnung: er findet sich vor teils in ausgebreiteter Masse, die beiden Knöchelchen fest miteinander verlötend, teils als Verstärkungsband am Übergange der Kapselligamente zum hyalinen Knorpel, teils als zentraler Verbindungsstrang. In allen Fällen geht der vorhandene hyaline Knorpel in diesen typischen Faserknorpel über. — Wenn nun auch dieser echte Faserknorpel, wie Frey ausdrücklich hervorhebt, nur in wenigen, ganz bestimmten Arten vorkommt, so ist diese Tatsache m. E. doch nicht geeignet, die hohe Bedeutung der anderen Tatsache, daß auch in dem primordialen Quadratoarticulargelenke überhaupt solcher Faserknorpel auftreten kann (ähnlich wie im Schultergelenke der Vögel), irgendwie zu verringern: es ist ja richtig, richtig vor allem für die rezenten Formen, wenn Lubosch (p. 748) sagt, das Kiefergelenk der Mammalia nähme, in histiologischer Hinsicht, verglichen mit dem Kiefergelenke der Quadrupeda nonmammalia, eine Sonderstellung ein, indem die Gelenkflächen des Kiefer- oder Quadratoarticulargelenkes der Quadrupeda nonmammalia an ihren Oberflächen niemals faserig differenziert, vielmehr, nach der regelrechten Art der sonstigen primordialen Gelenke, mit hyalinknorpeliger Oberfläche versehen sind, im Gegensatze zu der Regel des mammalen Kiefergelenkes; allein: nimmt dann nicht auch das Incudomalleargelenk der Mammalia, mit der Tatsache, daß es faserige Strukturen auf den Gelenkflächen ausbilden kann und in manchen Formen auch wirklich ausbildet, eine Sonderstellung gegen das Quadratoarticulargelenk der Quadrupeda nonmammalia ein, in welch letzterem so etwas nach Lubosch (p. 744) nie vorkommt? Ich meine, hier wird, ähnlich wie durch das Verhalten des Vogelschultergelenkes im allgemeinen für primordiale

Gelenke, durch das Incudomalleargelenk der Mammalia im besonderen der Beweis gebracht, oder eigentlich der durch das Selachierkiefergelenk schon gebrachte Beweis unterstützt und erweitert, daß auch das Quadratoarticulargelenk, und zwar ganz besonders auch dasjenige der Quadrupeda, faserige und faserknorpelige Strukturen entwickeln kann und eben gegebenenfalls auch entwickelt. Daß das Incudomalleargelenk ein rudimentäres Gelenk ist, übersehe ich dabei nicht, so wenig wie die Tatsache, daß jene faserige Differenzierung in diesem besonderen Falle wahrscheinlich mit der Tatsache des rudimentären Charakters des Gelenkes zusammenhängt. Aber ein gerade etwa durch diese Tatsache gegen meine Auffassung veranlaßter Einwand, welcher m. E. an und für sich nicht stichhaltig wäre, weil es in erster Linie nur darauf ankommt, darzutun, daß auch im Quadratoarticulargelenke der Quadrupeden, ähnlich wie in demjenigen der Selachier, überhaupt faserige und faserknorpelige Strukturen entstehen können — wobei zunächst die Frage, welche Ursachen es gewesen sein mögen, welche die Entstehung dieser faserigen Strukturen veranlaßten, dahingestellt bleiben kann, und die Ursachen noch erst zu ermitteln sind —, ich sage: der an und für sich nicht stichhaltige Einwand, daß es sich beim Incudomalleargelenke eben um ein in Reduktion befindliches Gelenk handele, und also seine histiologischen Zustände nichts bewiesen, dürfte mir gewiß nicht von Lubosch entgegengehalten werden, da Lubosch, in der gleichen Arbeit, p. 747, die Meinung ausspricht, daß durch Inaktivität rudimentär werdende Gelenke, und zwar wahrscheinlich immer, nicht durch „fibröse Verbindung", sondern durch „Koaleszenz der Skelettelemente", d. h. also Ankylose, unterdrückt würden; daß diese Vermutung Lubosch's, trotz der von ihm angeführten Beispiele, nicht richtig ist, beweist das Incudomalleargelenk der Mammalia.

Bei diesen kurzen Andeutungen lasse ich es für heute bewenden.

Ich resümiere: Durch das Schultergelenk der Vögel, das Kiefergelenk der Haie, und das Incudomalleargelenk der Mammalia wird mit Sicherheit bewiesen, daß auch in primordialen Gelenken faserige und faserknorpelige Strukturen entstehen können; durch das Haikiefergelenk und das Incudomalleargelenk der Mammalia wird dieser Beweis auch für das Quadratoarticulargelenk im besonderen geliefert. Ob wir im einzelnen Falle die Ursache dieser Erscheinung schon kennen oder wenigstens ausfindig machen können, oder nicht, das verringert nicht im mindesten die hohe theoretische Bedeutung dieser Tatsache. M. E. steht daher nichts, nichts theoretisch Unmögliches der Annahme im Wege, daß in den reptilischen Vorfahren der Mammalia, den Promammalia, ähnlich wie im Schultergelenke der Vögel, oder im Quadratoarticulargelenke der Haie, im Kiefergelenke, wenigstens in dem größeren lateralen Teile desselben, welcher nach Rabl und mir zum Kiefergelenke der Mammalia wurde, faserige und faserknorpelige Strukturen entstanden sind. Diese Annahme wird nicht dadurch unberechtigt, daß wir die Ursachen des Vorganges noch nicht kennen oder nicht genügend kennen, welches z. T. auch daran liegt, daß eben die reptilischen Vorfahren der Mammalia ausgestorben sind und nicht mehr leben, also in vieler Hinsicht der Untersuchung stets unzugänglich bleiben müssen. Wahrscheinlich aber hingen jene Ursachen zusammen: einmal mit dem Kauakte; zweitens mit der oben angegebenen Art und Weise der Genese des mammalen Kiefergelenkes, vor allem auch mit der Vereinigung je einer primordialen Knorpelplatte mit dem Perioste der beiden, an der Zusammensetzung der Skelettkomponenten des Kiefergelenkes der unmittelbaren Mammalienvorfahren beteiligt gewesenen Deckknochen.

Ich sehe also in den histiologischen Verhältnissen des Säugerkiefergelenkes keine Gründe gegen die Annahme der oben vertretenen Entstehungsart desselben; nämlich: daß es dem Hauptteile des Kiefergelenkes der unmittelbaren reptilischen Vorfahren der Mammalia entspricht, indem es aus dem (allmählich größer gewordenen) lateralen Abschnitte desselben hervorgegangen ist; daß die Knorpelteile seiner Skelettkomponenten vom primordialen Knorpelskelette, und zwar vom Visceralskelette, abstammen, insbesondere der Knorpel der Gelenkfläche des Squamosums von der Pars articularis des Quadratums und derjenige des Condylus mandibulae vom Gelenkstücke des Meckel'schen Knorpels; daß endlich das Hammeramboßgelenk nur ein Derivat des alten Kiefergelenkes ist, und nicht dasselbe ganz.

Hiermit schließe ich den ersten Teil der Arbeit. Im zweiten Teile sollen das Hyobranchialskelett, die Deckknochen und ihre Entwicklung besprochen werden, unter Berücksichtigung der sich ergebenden vergleichend-anatomischen Fragen.

Literaturverzeichnis.

(Mehrere Arbeiten sind bereits im Texte mit ihren Überschriften usf. genau angeführt, und werden deshalb hier nicht mehr angegeben.)

1. 1883 a. P. Albrecht: Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire, du Cartilage de Meckel et des osselet de l'ouï avec essai de prouver que l'écaille du temporal des mammifères est composée primitivement d'un squamosal et d'un quadratum. Bruxelles. 1883.
2. 1883 b. — α) Épiphyses osseuses sur les Apophyses épineuses des Vertèbres d'un Reptile (*Hatteria punctata* Gray. 1883. Bruxelles. Librairie médicale de A. Manceaux.
   β) Épiphyses sur les apophyses épineuses de *Hatteria punctata* Gray. 1883. Presse médicale belge. No. du 25 Novembre 1883.
3. 1883 c. — Unterkiefer von La Naulette. 1883. Separatabdruck aus dem Correspondenzblatt der deutschen anthropologischen Gesellschaft. No. 11. p. 173—174 (Bericht über die 14. allgemeine Versammlung in Trier).
4. 1884 a. — Sur les spondylocentres épipituitaires du crâne, etc. 1884. Communication, faite à la Société d'Anatomie pathologique de Bruxelles, dans la séance du 9 mars 1884. Bruxelles, A. Manceaux, Libraire-Editeur.
5. 1884 b. — Sur la valeur morphologique de la trompe d'Eustache et les dérivés de l'arc palatin, de l'arc mandibulaire et de l'arc hyoïdien des vértebrés, etc. Bruxelles 1884; Communication faite à la Société d'Anatomie pathologique de Bruxelles, dans la séance du 11 mai 1884.
6. 1884 c. — Über die Wirbelkörperepiphysen und Wirbelkörpergelenke zwischen dem Epistropheus, Atlas und Occipitale der Säugetiere. Abdruck aus den Comptes rendus der achten Sitzung des internationalen medizinischen Kongresses. Kopenhagen 1884.
7. Fr. Ahlborn: Über die Segmentation des Wirbeltierkörpers. 1884. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 40. p. 309—330.
8. K. E. von Baer: Über die Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion. Königsberg 1828.
9. — Reden, gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen, und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts. Zweiter Teil: Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaften. 1876.
10. F. M. Balfour: A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London 1878. Separatabdruck aus: The Journal of Anat. and Physiol. für 1876, 1877 und 1878.
11. — Handbuch der vergleichenden Embryologie. 2 Bände. Aus dem Englischen übersetzt von B. Vetter. Zweiter Band. 1881.
12. 1886 a. G. Baur: Osteologische Notizen über Reptilien. 1886. Zoolog. Anz. Bd. 9. p. 685—690. III. Testudinata. p. 687—689.
13. 1886 b. — Osteologische Notizen über Reptilien. Fortsetzung I. 1886. Zoolog. Anz. Bd. 9. p. 733—743.
14. — Über die Abstammung der amnioten Wirbeltiere. 1887. Biologisches Centralblatt. Bd. 7.
15. 1888 a. — Osteologische Notizen über Reptilien. Fortsetzung III. Testudinata. 1888. Zoolog. Anz. Bd. 11. p. 417—424.
16. 1888 b. — Osteologische Notizen über Reptilien. Fortsetzung IV. 1888. Zoolog. Anz. Bd. 11. p. 592—597.
17. 1888 c. — Osteologische Notizen über Reptilien. Fortsetzung V. 1888. Zoolog. Anz. Bd. 11. p. 736—740.
18. — Osteologische Notizen über Reptilien. Fortsetzung VI. 1889. Zoolog. Anz. Bd. 12. p. 40—48.
19. — Die systematische Stellung von *Dermochelys* Blainv. 1889/90. Biologisches Centralblatt. Bd. 9. p. 149—153 und p. 180—191.
20. — Nachträgliche Bemerkungen über die systematische Stellung von *Dermochelys* Blainv. 1890. Biologisches Centralblatt. Bd. 9. p. 618—619.
21. — Bemerkungen über die Osteologie der Schläfengegend der höheren Wirbeltiere. 31. Dcember 1894. Anat. Anz. Bd. 10. p. 315—330. Jahreszahl des Bandes 1895.
22. — Über die Morphologie des Unterkiefers der Reptilien. 1895. Anat. Anz. Bd. 11. No. 13. p. 410—415. Jahreszahl des Bandes 1896.
23. — Bemerkungen über die Phylogenie der Schildkröten. 1896. Anat. Anz. Bd. 12. p. 561—570.
24. A. Beecker: Vergleichende Stilistik der Nasenregion bei den Sauriern, Vögeln und Säugetieren. 1903. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 31. Heft 4. p. 560—619.
25. 1896 a. J. F. van Bemmelen: Bemerkungen zur Phylogenie der Schildkröten. (Société néerlandaise de Zoologie.) Compte-rendu des séances du troisième Congrès international de Zoologie. Leyde: 16—21 Septembre 1895. p. 322—335. Publié 1896. Leyde, E. J. Brill.

26. 1896 b. J. F. van Bemmelen: Bemerkungen über den Schädelbau der *Dermochelys coriacea.* Festschrift für Gegenbaur. Vol. 2. p. 279—286.. 1896. Leipzig.
27. — Der Schädelbau der Monotremen. 1901 (Semon, Zoologische Forschungsreisen, III). Jenaische Denkschriften. Bd. 6.
28. O. Bender: Die Schleimhautnerven des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus. Studien zur Morphologie des Mittelohres und der benachbarten Kopfregion der Wirbeltiere. Semon: Zoologische Forschungsreisen in Australien. Bd. 4. Lieferung 5. Denkschr. der Med.-nat. Gesellschaft zu Jena. Bd. 7. p. 341—454. 1906 (Jahreszahl des Bandes: 1907).
29. — Nochmals die Homologie der Paukenhöhlen. 1910. Anat. Anz. Bd. 37. p. 120—128.
30. — Über Herkunft und Entwicklung der Columella auris bei *Testudo graeca.* Anat. Anz. 1911. Bd. 40. p. 161—177.
31. — Über die Entwicklung des Visceralskelettes bei *Testudo graeca.* 1. Die Entwicklung des Kiefer- und des Zungenbeinbogens (Columella auris) und der Paukenhöhle. 1912. Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-physikalische Klasse. XXV. Bd., 10. Abhandlung.
32. L. H. Bojanus: Anatome Testudinis Europaea. Vilnae 1819—1821.
33. L. Bolk: Zur Frage der Assimilation des Atlas am Schädel beim Menschen. 1906. Anat. Anz. Bd. 28. p. 497—506.
34. — Über die Obliteration der Nähte am Affenschädel. 1912. Zeitschr. f. Morphologie u. Anthropologie. Bd. 15. p. 1—212.
35. G. Bondy: Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Gehörorgans der Säuger (Tympanicum, Membrana Shrapnelli und Chordaverlauf). 1907. Anat. Hefte. Bd. 35. Heft 2. p 293—408.
36. G. Born: Die Nasenhöhlen und der Tränennasengang der amnioten Wirbeltiere. 1879. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 5. p. 62—140.
37. G. A. Boulenger: Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum (Natural History). London 1889.
38. Brehm's Tierleben. Zweite Auflage. 1883. Dritte Abteilung: Kriechtiere. Erster Band.
39. F. Broili: Permische Stegocephalen und Reptilien von Texas. 1904/05. Palaeontographica. 51. p. 1—120.
40. — Amphibia et Reptilia in Zittel's Grundzügen der Paläontologie (Paläozoologie). Neu bearbeitet von F. Broili, E. Koken und M. Schlosser. II. Abteilung: Vertebrata. 1911.
41. J. Broman: Über die Entwicklung der Gehörknöchelchen beim Menschen. 1898. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft zu Kiel. p. 230—236.
42. — Die Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen beim Menschen. 1899. Anat. Hefte. Bd. 11. p. 507—670.
43. R. Broom: On the Structure of the Theriodont Mandible, and on its Mode of Articulation with the Skull. 1904. Proceedings of the General Meetings for Scientific Business of the Zoological Society of London. Vol. I. p. 4904—98.
44. — Observations on the development of the marsupial skull. 1909. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. Vol. 34 (zitiert nach Gregory, 1913).
45. — A Compaiison of the Permian Reptiles of North America with those of South Africa. 1910. Bulletin of the Americ. Museum of Natural History. Vol. XXVIII., Art. XX. p. 197—234.
46. — On the Structure of the Internal Ear and the Relations of the Basicranial Nerves in *Dicynodon*, and on the Homology of the Mammalian Auditory Ossicles. 1912. Separatabdruck aus: Proceedings of the Zoological Society of London. Published June 1912. p. 419—425.
47. — On the Structure and Affinities of *Bolosaurus.* 1913. Bulletin of the American Museum of Natural History. Vol. XXXII., Art. XXXIII. p. 509—516.
48. C. Bruch: Vergleichung des Schädels mit der Wirbelsäule des Lachses. Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch. Bd. 4. Mainz. 1862/63.
49. O. Bütschli: Mechanismus und Vitalismus. 1901. Leipzig, W. Engelmann.
50. — Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Erste Lieferung. 1910.
51. E. C. Case: On the Osteology and Relationships of Protostega. 1897. Journal of Morphology. Vol. XIV. p. 21—55.
52. E. Clason: Die Morphologie des Gehörorgans der Eidechsen. In: Hasse: Anatomische Studien. Erster Band. VIII. p. 300—376. Jahreszahl des Bandes 1873. Jahreszahl des Heftes (Heft 2) 1871.
53. E. Cords: Zur Morphologie des Gaumensegels. 1910. Anat. Anz. Bd. 37. p. 305—318.
54. G. Cuvier: Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Gesammelt und unter seinen Augen herausgegeben von C. Duméril. Übersetzt und mit Anmerkungen und Zusätzen vermehrt von J. F. Meckel. 1909. Zweiter Teil, welcher die Organe der Empfindungen enthält.
55. — Leçons. Sec. Édit. III (zit. nach Gegenbaur, 1873).
56. Friedrich Decker: Über den Primordialschädel einiger Säugetiere. 1883. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 38. p. 190—233.
57. A. B. van Deinse: The Sutura parietalis of the Mammals. 1912. Anat. Anz. Bd. 41. p. 347—351.
58. L. Döderlein: Vertebrata, in Steinmann-Döderlein: Elemente der Paläontologie. 1890.
59. Johann Dohrer: Die Metamorphose der Mundrachenwand der Schildkröte „*Chelydra serpentina*". 1912. Morpholog. Jahrbuch. Bd. 44. p. 661—705.
60. M. L. Dollo: Sur les Epiphyses des Lacertiliens. 1884. Zoolog. Anz. Bd. 7. p. 65—70 und 80—84.
61. — Sur l'origine de la Tortue Luth *(Dermochelys coriacea).* 1901. Bruxelles. Extrait du Bulletin publié par la Société royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles, séance du 4 février 1901.

62. M. L. Dollo: *Eochelone brabantica*, tortue marine nouvelle du Bruxellien (Eocène moyen) de la Belgique et l'évolution des Chéloniens marins. 1903. Bull. Acad. Roy. Belg. p. 1—62 (zit. nach Nick, 1912).
63. L. Drüner: Über die Muskulatur des Visceralskelettes der Urodelen. 1903. Anat. Anz. Bd. 23. p. 545—571.
64. — Über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Mittelohres beim Menschen und bei der Maus. 1914. Anat. Anz. Bd. 24. p. 257—289.
65. E. Dursy: Zur Entwicklung des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Tübingen 1869.
66. D. Filatoff: Zur Frage über die Anlage des Knorpelschädels bei einigen Wirbeltieren. Anat. Anz. 1906. Bd. 29. p. 623—633.
67. — Die Metamerie des Kopfes von *Emys lutaria*. Zur Frage über die korrelative Entwicklung. Morpholog. Jahrbuch. 1907. Bd. 37. p. 289—396.
68. E. Fischer: Das Primordialcranium von *Talpa europaea*. Ein Beitrag zur Morphologie des Säugetierschädels. Anat. Hefte. 1901. Bd. XVII. p. 467—548.
69. — Zur Kenntnis des Primordialcraniums der Affen. Anat. Anz. Bd. 20. 1902.
70. — Zur Entwicklungsgeschichte des Affenschädels. Zeitschr. f. Morphologie und Anthropologie. Bd. 5. Heft 3. 1903.
71. — Das Primordialcranium von *Tarsius spectrum*. Vorläuf. Mitteilung. Abhandlg. der kgl. Akademie der Wissenschaften zu Amsterdam. 1905.
72. P. Flechsig: Gehirn und Seele. Zweite, verbesserte, mit Anmerkungen und 5 Tafeln versehene Ausgabe. 1896. Leipzig, Veit & Co.
73. A. Fleischmann: Die Deszendenztheorie. Gemeinverständliche Vorlesungen über den Auf- und Niedergang einer naturwissenschaftlichen Hypothese. 1901. Leipzig, Arthur Georgi.
74. — Über den Begriff „Gaumen". 1910. Morpholog. Jahrbuch. Bd. 41. p. 681—707.
75. A. Forster: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Interparietale. 1902. Zeitschr. f. Morphologie und Anthropologie. Bd. 4. p. 99—148.
76. Hugo Frey: Vergleichend-anatomische Studien über die Hammer-Amboß-Verbindung der Säuger. 1911. Anat. Hefte. Bd. 44. p. 363—437.
77. G. P. Frets: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Ontogenie der Nase der Primaten. I. Beobachtungen und Bemerkungen zur Entwicklung der Nase bei einigen catarrhinen Affen, Säugern und dem Menschen. 1912. Morpholog. Jahrbuch. Bd. 44. p. 409—463.
78. A. Froriep: Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1882. Anat. Abteilung.
79. — Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. II. Beobachtung an Säugetierembryonen. 1886. Archiv für Anatomie. Jahrgang 1886. p. 69—150.
80. — Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskelettes. Anat. Anz. 1887. Bd. 2. p. 815—835.
81. — Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. I. 1892.
82. — Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. III. 1894.
83. — Über die Ganglienleisten des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes. Archiv für Anatomie. Jahrgang 1901. p. 371—394.
84. 1902 a. — Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft zu Halle a. d. Saale im Jahre 1902. p. 34—46.
85. 1902 b. — Einige Bemerkungen zur Kopffrage. Anat. Anz. 1902. Bd. 21. p. 545—553.
86. — Die occipitalen Urwirbel der Amnioten im Vergleich mit denen der Selachier. Verhandlungen der anat. Gesellschaft zu Genf. 1905. p. 111—120.
87. F. Fuchs: Über die Entwicklung des Vorderhirns bei niedern Vertebraten. 1908. Zoologische Jahrbücher. 25. Bd. p. 547—610.
88. 1905 a. H. Fuchs: Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierauges. Über die Entwicklung der Augengefäße des Kaninchens. 1905. Anat. Hefte. Bd. 28. p. 1—251.
89. 1905 b. — Bemerkungen über die Herkunft und Entwicklung der Gehörknöchelchen bei Kaninchen-Embryonen (nebst Bemerkungen über die Entwicklung des Knorpelskelettes der beiden ersten Visceralbogen). 1905. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abteilung. Supplement. p. 1—178.
90. — Untersuchungen über die Entwicklung der Gehörknöchelchen, des Squamosums und des Kiefergelenkes der Säugetiere, nebst einigen vergleichend-anatomischen Betrachtungen über Articulare, Quadratum und Gehörknöchelchen. 1906. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abteilung. Jahrgang 1906. Supplement. p. 1—90.
91. 1907 a. — Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie der Gaumenbildungen bei den Wirbeltieren. Erste Mitteilung: Über den Gaumen der Schildkröten und seine Entwicklungsgeschichte. Zeitschr. f. Morphologie und Anthropologie. 1907. Bd. 10. p. 409—463.
92. 1907 b. — Über das Hyobranchialskelett von *Emys lutaria* und seine Entwicklung. 1907. Anat. Anz. Bd. 31. p. 33—39.
93. 1907 c. — Über die Entwicklung des Operculums der Urodelen und des Distelidiums („Columella auris") einiger Reptilien. 1907. Verhandlungen der anat. Gesellschaft zu Würzburg. p. 8—34.
94. 1908 a. — Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie der Gaumenbildungen bei den Wirbeltieren. Zweite Mitteilung: Über das Munddach der Rhynchocephalen, Saurier, Schlangen, Krokodile und Säuger und den Zusammenhang zwischen Mund- und Nasenhöhle bei diesen Tieren. 1908. Zeitschr. f. Morphologie und Anthropologie. Bd. 11. Heft 2. p. 153—248.

95. 1908 b. H. Fuchs: Über das Vorkommen selbständiger knöcherner Epiphysen bei Sauropsiden. 1908. Anat. Anz. Bd. 32. p. 352—360.
96. 1908 c. — Über einen Rest des Parasphenoids bei einem recenten Säugetiere. 1908. Anat. Anz. Bd. 32. p. 584—590.
97. 1909 a. — Betrachtungen über die Schläfengegend am Schädel der Quadrupeda. 1909. Anat. Anz. Bd. 35. p. 113—167.
98. 1909 b. — Über Knorpelbildung in Deckknochen, nebst Untersuchungen und Betrachtungen über Gehörknöchelchen, Kiefer und Kiefergelenk der Wirbeltiere. 1909. Archiv für Anatomie. Supplementheft. p. 1—256.
99. 1909 c. — Über die Entwicklung einiger Deckknochen (Vomer, Pterygoid, Maxillare) bei Säugetieren (und ihr Verhältnis zum Knorpelskelette). Verhandlungen der anat. Gesellschaft zu Gießen. 1909.
100. 1910 a. — Über das Pterygoid und Parasphenoid der Quadrupeden, insbesondere der Reptilien und Säugetiere, nebst einigen Betrachtungen über die Beziehungen zwischen Nerven und Skeletteilen. 1910. Anat. Anz. Bd. 36. p. 33—95.
101. 1910 b. — Über die Homologie der Paukenhöhlen und das Verhältnis zwischen Nervenverlauf und Skelett. 1910. Anat. Anz. p. 473—496.
102. 1910 c. — Über korrelative Beziehungen zwischen Zungen- und Gaumenentwicklung der Säugerembryonen, nebst Betrachtungen über Erscheinungsformen progressiver und regressiver Entwicklung. 1910. Zeitschr. f. Morphologie und Anthropologie. Bd. 13. Heft 1. p. 97—130.
103. 1911 a. — Bemerkungen über das Munddach der Amnioten, insbesondere der Schildkröten und Schlangen. Anat. Anz. 1911. Bd. 38. p. 609—637.
104. 1911 b. — Über das Septomaxillare eines recenten Säugetieres *(Dasypus)*, nebst einigen vergleichend-anatomischen Bemerkungen über das Septomaxillare und Prämaxillare der Amnioten überhaupt. 1911. Anat. Anz. Bd. 38. p. 33—55.
105. 1911 c. — Über die Beziehungen zwischen den Theromorphen Cope's bezw. den Therapsiden Broom's und den Säugetieren, erörtert auf Grund der Schädelverhältnisse. 1911. Zeitschr. f. Morphologie und Anthropologie. 14. Band. Heft 2. p. 367—438.
106. 1912 a. — Über einige Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Entwicklung des Kopfskelettes von *Chelone imbricata* (Material Voeltzkow). Verhandlungen der anat. Gesellschaft zu München. 1912. p. 81—106.
107. 1912 b. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates der Wirbeltiere. 1912. Erste Mitteilung: Über die Entwicklung der Clavicula bei *Talpa europaea* und *Erinaceus europaeus* (nebst einigen vergleichend-anatomischen Bemerkungen). 1912. Zeitschr. f. Morphologie und Anthropologie. Sonderheft II. p. 141—226.
108. M. Fürbringer: Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. 1897. Festschrift für Karl Gegenbaur. Bd. 3. Leipzig, W. Engelmann. Separatabdruck.
109. — Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln; 4. Teil. 1900. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. 34. p. 215—712.
110. — Zur Frage der Abstammung der Säugetiere. Teil 1 und 2. 1904. Abdruck aus der Festschrift zum 70. Geburtstage von Ernst Haeckel; herausgegeben von seinen Schülern und Freunden. Jena, Verlag von G. Fischer.
111. H. Gadow: On the modifications of the first and second visceral arches with especial reference to the homology of the auditory ossicles. 1888. Philosophical transactions of the Royal Society of London. Vol. 179.
112. — The Origin of the Mammalia. 1902. Zeitschr. f. Morphologie und Anthropologie. Bd. 4. p. 345—364.
113. E. Gaupp: Die „Columella" der kionokranen Saurier. 1891. Anat. Anz. Bd. 6. p. 107—117.
114. — Beiträge zur Morphologie des Schädels. I. Primordialcranium und Kieferbogen von *Rana fusca*. 1893. Morphologische Arbeiten, herausgegeben von G. Schwalbe. Bd. 2. p. 275—481.
115. — Die Metamerie des Schädels. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 7. 1897. Jahreszahl des Bandes 1898. p. 793—885.
116. — Zur Entwicklungsgeschichte des Eidechsenschädels. Vorläufige Mitteilung. Separatabdruck aus Berichte der Naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. Br. Bd. 10. Heft 3. p. 1—15.
117. — Über das Primordialcranium von *Lacerta agilis*. 1898. Verhandlungen der anat. Gesellschaft zu Kiel. p. 157—163.
118. — Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparates bei den Wirbeltieren. 1898/99. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 8. p. 990—1149.
119. — Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. Ein Beitrag zum Verständnis des Amniotenschädels. Anat. Hefte. 1900. XV. Band. Heft 3. p. 435—595.
120. — Über die Ala temporalis des Säugerschädels und die Regio orbitalis einiger anderer Wirbeltierschädel. 1902. Anat. Hefte. Bd. 19. p. 158—230.
121. — Zum Verständnis des Säuger- und Menschenschädels. 1903. Korrespondenzblatt der deutschen anthropologischen Gesellschaft. No. 12. Bericht der XXXII. allgemeinen Versammlung zu Worms.
122. 1904/05. — Das Hyobranchialskelett der Wirbeltiere. 1904. In: Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Vol. 14. 1905. p. 808—1048.
123. 1905 a. — Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugetierschädel. 1905. Anat. Anz. Bd. 27. p. 273—310.
124. 1905 b. — Die Nicht-Homologie des Unterkiefers in der Wirbeltierreihe. 1905. Verhandlungen der anat. Gesellschaft zu Genf. Ergänzungsheft zum 27. Bande des Anat. Anz. p. 125—140.

125. 1905/06. E. Gaupp: Die Entwicklung des Kopfskelettes. In: O. Hertwig's Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. III. Teil 2. 1906. Die betreffende Lieferung ist schon 1905 erschienen.
126. — Über allgemeine und spezielle Fragen aus der Lehre vom Kopfskelett der Wirbeltiere. Verhdlg. der anat. Gesellschaft in Rostock i. M. 1906. p. 21—68.
127. 1907 a. — Hauptergebnisse der an dem Semon'schen *Echidna*-Material vorgenommenen Untersuchung der Schädelentwicklung. 1907. Verhdlg. der anat. Gesellschaft zu Würzburg. p. 129—141.
128. 1907 b. — Über Entwicklung und Bau der beiden ersten Wirbel und der Kopfgelenke von *Echidna aculeata*, nebst allgemeinen Bemerkungen über die Kopfgelenke der Amnioten. 1907. Semon, Zoolog. Forschungsreisen. Bd. III (Jenaische Denkschriften, Bd. VI). 2. Teil.
129. 1908 a. — Über die Kopfgelenke der Säuger und des Menschen in morphologischer und funktioneller Beziehung. 1908. Verhandlungen der anat. Gesellschaft in Berlin. p. 181—192.
130. 1908 b. — Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schädels von *Echidna aculeata* var. *typica*. Mit Taf. 68—75 und 59 Figuren. Jena. p. 541—788. Richard Semon's zoolog. Forschungsreisen in Australien. Bd. 3. Teil 2. Denkschriften der med.-naturw. Gesellschaft zu Jena. 1908. Bd. 6. Lieferung 4.
131. 1910 a. — Erwiderung auf den Aufsatz von H. Fuchs: „Über das Pterygoid, Palatinum und Parasphenoid der Quadrupeden, insbesondere der Reptilien und Säugetiere, nebst einigen Betrachtungen über die Beziehungen zwischen Nerven und Skeletteilen.“ 1910. Anat. Anz. Bd. 37. p. 352—377.
132. 1910 b. — Säugerpterygoid und *Echidna*-Pterygoid, nebst Bemerkungen über das Säugerpalatinum und den Processus basipterygoideus. 1910. Anat. Hefte. Bd. 42. p. 315—431.
133. 1911 a. — Über den Nervus trochlearis der Urodelen und über die Austrittsstellen der Gehirnnerven aus dem Schädelraum im allgemeinen. 1911. Anat. Anz. Bd. 38. p. 401—444.
134. 1911 b. — Die Verwandtschaftsbeziehungen der Säuger, vom Standpunkt der Schädelmorphologie aus erörtert. 1911. Verhandlungen des 8. Internationalen Zoologen-Kongresses zu Graz vom 15.—20. August 1910. p. 215—240.
135. — Die Reichert'sche Theorie (Hammer-, Amboß- und Kieferfrage). 1912/13. Archiv für Anatomie. Jahrgang 1912. Supplementband. p. 1—416. Erschienen 1913.
136. Gegenbaur: Über die Kopfnerven von *Hexanchus* und ihr Verhältnis zur „Wirbeltiertheorie“ des Schädels. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. 6. 1871.
137. — Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Drittes Heft. Das Kopfskelett der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskelettes der Wirbeltiere. Leipzig 1872.
138. — Über die Nasenmuscheln der Vögel. 1873. Jenaische Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaft. Bd. 7. p. 1—21.
139. — Einige Bemerkungen zu Goette's „Entwicklungsgeschichte der Unke als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbeltiere“. 1876. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 1. p. 299—346.
140. — Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes, im Lichte der neueren Untersuchungen betrachtet und geprüft. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 13. p. 1—114. 1887/88.
141. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1898. Bd. 1 und 2.
142. P. Gervais: Ostéologie du Sphargis Luth (sphargis coriacea). 1872. Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Paris. Vol. huitième. p. 199—228.
143. Goethe: Zur Morphologie I. 1817. p. 248—251; II. 1823. p. 50 und 122.
144. Goette, A.: Die Entwicklungsgeschichte der Unke *(Bombinator igneus)*, als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbeltiere. Mit einem Atlas von 22 Tafeln. 1875.
145. — Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges *(Petromyzon fluviatilis)*. 1890. Hamburg und Leipzig. Verlag von Leopold Voß.
146. — Über die Entwicklung des knöchernen Rückenschildes (Carapax) der Schildkröten. 1899. Zeitschr, f. wissensch. Zoologie. Bd. 66. p. 408—434.
147. — Lehrbuch der Zoologie. 1902.
148. — Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydroidpolypen. 1907. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 87. p. 1—335.
149. E. S. Goodrich: On the Segmentation of the Occipital Region of the Head in the Batrachia Urodela. Proceedings of the Zoologic. Society of London. 1911. Pt. 1. p. 101—119.
150. W. K. Gregory: The Orders of Mammals. 1910. Bulletin of the American Museum of Natural History. Vol. 27. p. 1—524.
151. — Critique of Recent Work on the Morphology of the Vertebrate Skull, especially in Relation to the Origin of Mammals. 1913. Journal of Morphologie. Vol. 24. p. 1—42.
152. O. Grosser: Zur Epiglottisfrage. Verhandlungen der morphologisch-physiologischen Gesellschaft zu Wien (Zentralblatt für Physiologie. Bd. 20. 1907).
153. E. Haeckel: Systematische Phylogenie der Wirbeltiere (Vertebrata). Dritter Teil des Entwurfs einer systematischen Phylogenie. 1895.
154. 1873 a. C. Hasse: Zur Morphologie des Labyrinthes der Vögel. In: Hasse: Anatomische Studien. Erster Band. Zweites Heft. VI. p. 189—224. Jahreszahl des Heftes 1871; Jahreszahl des Bandes 1873.

155. 1873 b. C. Hasse: Das Gehörorgan der Schildkröten. In: Hasse: Anatomische Studien. Erster Band. VII. p. 225—299. Jahreszahl des Bandes 1873.
156. — Die Lymphbahnen des inneren Ohres der Wirbeltiere. In: Hasse: Anatomische Studien. Viertes Heft. No. XIX. p. 765.
157. B. Hatschek: Die Metamerie des *Amphioxus* und des *Ammocoetes*. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft 1892 zu Wien. p. 136—161.
158. — Studien zur Segmenttheorie des Wirbeltierkopfes. 1. Mitteilung: Das Acromerit des *Amphioxus*. Morphologisches Jahrbuch. 1906. Bd. 35. p. 1—14.
159. — Studien zur Segmenttheorie des Wirbeltierkopfes. 2. Mitteilung: Das primitive Vorderende des Wirbeltierembryos. Morphologisches Jahrbuch. 1909. Bd. 39. p. 497—525.
160. — Studien zur Segmenttheorie des Wirbeltierkopfes. 3. Mitteilung: Über das Acromerit und über echte Ursegmente bei *Petromyzon*. Morphologisches Jahrbuch. 1910. Bd. 40. p. 480—499.
161. O. P. Hay: On Protostega, the systematic position of *Dermochelys*, and the morphogeny of the Chelonian carapace and plastron. 1898. American Naturalist. Vol. 32. p. 929—948.
162. J. Henle: Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Handbuch der Knochenlehre des Menschen. Dritte Auflage. 1871.
163. O. Hertwig: Über das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skeletts der Mundhöhle M. Schultze's Archiv für mikroskop. Anatomie. 1874. Suppl.
164. — Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 2: Mechanik und Biologie. 1897. Jena, Gustav Fischer.
165. — Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Neunte Auflage. 1910.
166. Richard Hertwig: Lehrbuch der Zoologie. Dritte Auflage. 1895.
167. 1893 a. W. His: Über das frontale Ende und über die natürliche Einteilung des Gehirnrohres. Verhandlungen der anat. Gesellschaft 1893 zu Göttingen. p. 95—104.
168. 1893 b. — Über das frontale Ende des Gehirnrohres. Archiv für Anatomie. 1893. p. 157—171.
169. — Beobachtungen zur Geschichte der Nasen- und Gaumenbildung beim menschlichen Embryo. 1901. Abhandlungen der mathematisch-physikalischen Klasse der Kgl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften. Bd. 27. No. III. p. 349—389.
170. F. Hochstetter: Über die Bildung der inneren Nasengänge oder primitiven Choanen. 1891. Verhandlungen der anat. Gesellschaft zu München. p. 145—151.
171. — Über die Bildung der primitiven Choanen beim Menschen. 1892. Verhandlungen der anat. Gesellschaft zu Wien. p. 181—183.
172. — Über die Karotidenverbindung bei Sauropsiden. Verhandlungen der Morphologisch-physiologischen Gesellschaft zu Wien. Jahrgang 1911/12. Sitzung am Montag, den 12. Februar 1912. Abgedruckt in: Centralblatt für Physiologie. Bd. XXVI. No. 20. p. 971—972.
173. C. K. Hoffmann: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. X. Über das Vorkommen von Halsrippen bei den Schildkröten. XI. Über das Verhältnis des Atlas und des Epistropheus bei den Schildkröten. 1879. Niederländisches Archiv für Zoologie, herausgegeben von C. K. Hoffmann. Bd. 5. p. 19—31. 1879—1882.
174. — Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. 1885. 6. Band. III. Abteilung: Chelonii.
175. — Über die morphologische Bedeutung des Gehörknöchelchens der Reptilien. 1889. Zoolog. Anz. Jahrgang 12. p. 336—337.
176. — Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes. Anat. Anz. 1894. Bd. 9.
177. G. B. Howes and H. H. Swinnerton: On the skeleton of the *Tuatara, Sphenodon punctatus;* with remarks on the egg, on the hatching, and on the hatched young. 1901. Transactions of the Zoolog. Society of London. Vol. XVI. Pt. 1. p. 1—86. 1901.
178. 1912 a. F. von Huene: Beiträge zur Kenntnis des Schädels von *Eryops*. 1912. Anat. Anz. Bd. 41. p. 98—104.
179. 1912 b. — Die Herkunft des Os interparietale der Mammalia. 1912. Anat. Anz. Bd. 42. p. 522—524.
180. T. H. Huxley: On the theory of the Vertebrate Skull. Croonian Lecture. Proceed. Royal Society. Vol. IX (Delivered June 17. 1858).
181. — Prof. Huxley's Lectures at the Royal College of surgeons. The Lectures on the vertebrate Skull. VIII. The Theory of the Vertebrate Skull. Dec. 1863. Medical Times and Gazette.
182. — Lectures on the Elements of comparative Anatomy. London 1864.
183. — Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Deutsche Ausgabe. Übersetzt von F. Ratzel. Breslau 1873.
184. 1912 a. M. Inouye: Der Zwischenkiefer, seine Entstehung und der Verlauf der Nasenschartenkieferspalte und der schrägen Gesichtsspalte. 1912. Anat. Hefte. 45. Band. p. 481—610.
185. 1912 b. — Die Entwicklung des sekundären Gaumens einiger Säugetiere. 1912. Anat. Hefte. Bd. 46. p. 104—181.
186. L. Jacobson: On Primordial-Craniet. Förhandlingar vid de Skandinaviske Naturforskarnes tredge Möte, i Stockholm den 13.—19. Juli 1842 (zit. nach Gaupp 1905/06).
187. — Müller's Archiv 1844: p. 36—38 des Berichtes über die Leistungen in der skandinavischen Literatur im Gebiete der Anatomie und Physiologie in den Jahren 1841—1843, von A. Hannover.
188. O. Jaekel: Über einen neuen Belodonten aus dem Buntsandstein von Bernburg. 1910. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. 1910. No. 5. p. 197—229.

189. O. Jaekel: Über den Bau des Schädels. 1913. Verhandlungen der anat. Gesellschaft zu Greifswald. p. 77—96.
190. J. W. Jenkinson: The development of the ear-bones in the mouse. 1911. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. 45. III. Series. Vol. VI. p. 305—318.
191. E. Kallius: Beiträge zur Entwicklung der Zunge. III. Teil. Säugetiere. 1. *Sus scrofa*. 1910. Anat. Hefte. Bd. 41. p. 173—337.
192. van Kampen: Die Tympanalgegend des Säugetierschädels. 1905. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 34. p. 321—722.
193. F. Keibel: Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Nase und des oberen Mundrandes (Oberlippe) bei Vertebraten. 1893. Anat. Anz. Bd. 8. p. 473—487.
194. G. Killian: Zur Metamerie des Selachierkopfes. Verhandlungen der anat. Gesellschaft zu München 1891.
195. Kingsbury and Reed: The columella auris in Amphibia. 1908. The Anatomical Record. Vol. II. p. 81—91.
196. — — The columella auris in Amphibia. Second Contribution. 1909. Journal of Morphology. Vol. XX. p. 549—628.
197. J. S. Kingsley: The ossicula auditus. 1900. In: Tuft's College Stud. Vol. 1. (Sci. Ser.) p. 203—274.
198. Kölliker: Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbeltiere. Bericht von der königl. zootom. Anstalt zu Würzburg. 1849.
199. — Die Theorie des Primordialschädels festgehalten von A. Kölliker. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 2. p. 281—291. 1850.
200. — Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 2. Auflage. 1879.
201. J. Kollmann: Varianten am Os occipitale, besonders in der Umgebung des Foramen occipitale magnum. 1907. Anat. Anz. Bd. 30. p. 545—563.
202. N. K. Koltzoff: Metamerie des Kopfes von *Petromyzon Planeri*. Anat. Anz. 1899. Bd. 16. p. 510—523.
203. — Entwicklungsgeschichte des Kopfes von *Petromyzon Planeri*. Ein Beitrag zur Lehre über Metamerie des Wirbeltierkopfes. (Übersetzung aus dem Russischen.) Moskau 1902.
204. Korschelt-Heider: Vergleichende Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. I, 2.
205. K. von Kostanecki: Zur Morphologie der Tubengaumenmuskulatur. 1891. Archiv für Anatomie. p. 145—181.
206. B. W. Kunkel: Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schildkrötenschädels. Anat. Anz. 1911. Bd. 39. p. 354—364.
207. 1912 a. — On a double fenestral structure in *Emys*. 1912. The Anatomical Record. Vol. VI. p. 267—280.
208. 1912 b. — The Development of the Skull of *Emys lutaria*. 1912. Journal of Morphology. Vol. 23. p. 693—780.
209. C. von Kupffer: Über die Entwicklung von *Petromyzon Planeri*. Sitzungsberichte der math.-phys. Klasse der Kgl. bayer. Akademie. München 1888. p. 71—79.
210. — Die Entwicklung von *Petromyzon Planeri*. Archiv für mikroskopische Anatomie. 1890. Bd. 35. p. 469—558.
211. — Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. Die Entwicklung des Kopfes von *Acipenser sturio*. 1893. München und Leipzig. J. F. Lehmann.
212. — Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. 2. Heft: Die Entwicklung des Kopfes von *Ammocoetes Planeri*. 1894. München und Leipzig.
213. — Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. 3. Heft: Die Entwicklung der Kopfnerven von *Ammocoetes Planeri*. 1895. München und Leipzig. Lehmann.
214. — Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. 4. Heft: Zur Kopfentwicklung von *Bdellostoma*. 1900. München und Leipzig. J. F. Lehmann.
215. — Die Morphogenie des Centralnervensystems. In: O. Hertwig, Handbuch der vergl. und exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. II. III. Teil. Jena 1906.
216. G. Levi: Beitrag zum Studium der Entwicklung des knorpeligen Primordialcraniums des Menschen. 1900. Zeitschr. f. mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 55. p. 341—414.
217. Fr. Leydig: Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
218. B. Löhle: Die Bildung des Gaumens bei *Cavia cobaya*. 1913. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 46. p. 593—654.
219. W. Lubosch: Die stammesgeschichtliche Entwicklung der Synovialhaut und der Sehnen, mit Hinweisen auf die Entwicklung des Kiefergelenkes der Säugetiere. 1908. Biologisches Centralblatt. Bd. 28. No. 21. p. 1—20.
220. — Die embryonale Entwicklung des Knorpelgewebes und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung. 1909. Biologisches Centralblatt. Bd. 29. p. 738—753.
221. — Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke. 1910. Jena, Gustav Fischer.
222. — Was lehrt die Phylogenese der Gelenke für die Beurteilung des Kaugelenkes der Säugetiere. 1911. Biologisches Centralblatt. Bd. 31. p. 738—751.
223. — Die Kaumuskulatur der Amphibien, verglichen mit der der Sauropsiden und Säugetiere. 1913. Verhandlungen der anat. Gesellschaft zu Greifswald. p. 68—76.
224. H. Marcus: Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. IV. Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes. II. Teil. Festschrift für R. Hertwig. Bd. II. 1910. p. 375—462.
225. E. Matthes: Zur Entwicklung des Kopfskelettes der Sirenen. 1. Die Regio ethmoidalis des Primordialcraniums von *Manatus latirostris*. 1912. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. 48. Heft 4. p. 489—514.
226. Ch. Mead: The Chondrocranium of an embryo pig, sus scrofa. A contribution to the morphology of the mammalian skull. The American Journal of Anatomy. Vol. 9. No. 2. p. 167—209. 1909.

227. A. Milnes Marshall: On the head-cavities and associated nerves in Elasmobranchs. 1881. Quarterly Journal of microscopical Science. Vol. XXI. New Series. p. 71 und folg.
228. — The segmental value of the cranial nerves. 1882. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XVI. p. 305—354.
229. Ch. S. Minot: Human Embryology. 1892.
230. Roy L. Moodie: Reptilian Epiphyses. 1908. The american Journal of Anatomy. Vol. VII. p. 443—467. Jahreszahl des Bandes 1907—1908.
231. Noack: Über die Entwicklung des Mittelohres von *Emys europaea*, nebst Bemerkungen zur Neurologie dieser Schildkröte. 1907. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 69. p. 457—490.
232 Ludwig Nick: Das Kopfskelett von *Dermochelys coriacea* L. Zoologische Jahrbücher. 1912. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere. Bd. 33. p. 1—238.
233. J. Nusbaum: Zur Entwicklungsgeschichte des Gaumens, der Stenson'schen und Jacobson'schen Kanäle und der Hypophyse beim Hunde. 1896. Anzeiger der Akademie der Wissenschaften zu Krakau.
234. K. Ogushi: Anatomische Studien an der japanischen dreikralligen Lippenschildkröte *(Trionya japanicus)*. Erste Mitteilung. 1911. Morpholog. Jahrbuch. Bd. 43. Heft 1 und 2. p. 1—106.
235. K. Okajima: Die Entwicklung des Gehörorgans von *Hynobius*. 1912. Anat. Hefte. Bd. 45. p. 1—80.
236. L. Oken: Über die Bedeutung der Schädelknochen. Ein Programm beim Antritt der Professur an der Gesamt-Universität in Jena. 1807.
237. Miriam P. Olmstead: Das Primordialcranium eines Hundeembryo. Ein Beitrag zur Morphologie des Säugetierschädels. 1911. Anat. Hefte. Bd. 43. p. 335—376.
238. H. F. Osborn: Origin of the Mammalia. III. Occipital Condyles of Reptilian Tripartite Type. 1900. American Naturalist. Vol. 34.
239. — The Reptilian Subclasses Synapsida and Diapsida and the Early History of the Diaptosauria. Mem. Americ. Mus. Nat. Hist. Vol. I. Pt. VIII. 1903.
240. — Reclassification of the Reptilia. 1904. The American Naturalist. Vol. 38. No. 446. p. 93—115.
241. W. K. Parker: On the structure and development of the skull in the Crocodilia. Transact. of the Zoolog. Society of London. Vol. XI. Pt. 9. 1883. p. 263—310. Jahreszahl des ganzen Bandes: 1885.
242. — Report on the development of the Green Turtle *(Chelone viridis* Schneid.). Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger, during the years 1873—76. Zoology. Vol. I. Pt. 5. 1880.
243. K. Peter: Die Entwicklung und funktionelle Gestaltung des Schädels von *Ichthyophis glutinosus*. 1898. Morpholog. Jahrbuch. Bd. 25. Heft 4. p. 1—78.
244. — Die Entwicklung des Geruchsorgans und Jacobson'schen Organs in der Reihe der Wirbeltiere. Bildung der äußeren Nase und des Gaumens. Erschienen 1901. Handbuch der vergl. und experiment. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Herausgegeben von Oskar Hertwig. 2. Band. 2. Teil. p. 1—82. 1906.
245. 1911 a. — Modelle zur Entwicklung des menschlichen Gesichtes. 1911. Anat. Anz. Bd. 39.
246. 1911 b. — Entwicklung des Geruchsorgans. 1911. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 20. p. 43—95.
247. Bernhard Peyer: Die Entwicklung des Schädelskelettes von *Vipera aspis*. 1912. Morpholog. Jahrbuch. Bd. 44. p. 563—621.
248. W. Pfitzner: Bemerkungen zum Aufbau des menschlichen Carpus. 1893. Verhandlg. der anat. Gesellschaft zu Göttingen. p. 186—192.
249. — Beiträge zur Kenntnis des menschlichen Extremitätenskeletts. 1895. Morphologische Arbeiten. Herausgeg. von G. Schwalbe. 4. Band. p. 347—570.
250. Julia B. Platt: The Development of the Cartilaginous Skull and of the Branchial and Hypoglossal Musculature in Necturus. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XXV. 1897.
251. E. H. Pohlmann: Die embryonale Metamorphose der Physiognomie und der Mundhöhle des Katzenkopfes. 1910. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 41. p. 615—680.
252. A. Pölzl: Zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Gaumens. 1905. Anat. Hefte. Bd. 27. p. 243—283.
253. W. Preyer: Die fünf Sinne des Menschen. Eine populäre Vorlesung, gehalten im akademischen Rosensaal in Jena, am 9. Februar 1870. Leipzig, Fues' Verlag (Reisland).
254. C. Rabl: Über die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verhandlgn. der anat. Gesellschaft zu Wien. 1892. p. 104—136.
255. — Über den Bau und die Entwicklung der Linse. I. Teil: Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 63. p. 496—572. 1898; II. Teil: Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 65. p. 257—367. 1899; III. Teil: Säugetiere. Rückblick und Schluß. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 67. p. 1—138.
256. — Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. 1901. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 70. p. 474—558.
257. — Über einige Probleme der Morphologie. 1903. Verhandlgn. der anat. Gesellschaft 1903 zu Heidelberg. p. 154—190.
258. — Bausteine zu einer Theorie der Extremitäten der Wirbeltiere. I. Teil. 1910. Leipzig, W. Engelmann.
259. Joh. Ranke: Die überzähligen Hautknochen des menschlichen Schädeldachs. 1899. Abhandlungen der kgl. bayerischen Akademie der Wissenschaften. II. Klasse. Bd. 20. Abteilung 2. p. 277—464.
260. — Über das Interparietale und die Verknöcherung des Schädeldaches bei Affen. 1913. Sitzungsberichte der math.-physikalischen Klasse der kgl. bayerischen Akademie der Wissenschaften zu München. Heft 1. Januar- bis März-sitzung. p. 223—269.

261. H. Rathke: Bemerkungen über die Entwicklung des Schädels der Wirbeltiere. 1839. Vierter Bericht über das naturwissenschaftliche Seminar bei der Universität zu Königsberg.
262. — Über die Entwicklung der Schildkröten. 1848.
263. — Untersuchungen über die Aortenwurzeln und die von ihnen ausgehenden Arterien der Saurier. 1857. Denkschriften der k. k. Akademie der Wissenschaften zu Wien. Math.-naturwissensch. Klasse. Bd. 13. Abteilung 2. p. 51—142 (zit. nach Nick, 1912).
264. A. Rauber: Ein vergessener Fall von interfrontaler Fontanelle. 1906. Anat. Anz. Bd. 29. p. 663—666.
265. G. Retzius: Das Gehörorgan der Chelonier. In: Retzius: Das Gehörorgan der Wirbeltiere. II.: Das Gehörorgan der Reptilien, der Vögel und der Säugetiere. 1884. Stockholm.
266. J. Rosenthal: Lehrbuch der allgemeinen Physiologie. 1901. Leipzig, Georgi.
267. W. Roux: Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. Zweiter Band. 1895.
268. J. Rückert: Über die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefäßstämme bei Selachier-Embryonen. 1888/89. Biologisches Centralblatt. Bd. 8. p. 385—399 und 415—430.
269. Rückert und Mollier: Die erste Entstehung der Gefäße und des Blutes bei Wirbeltieren. In: O. Hertwig's Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre. Bd. I. p. 1019 u. f.
270. G. Ruge: Das Knorpelskelett des äußeren Ohres der Monotremen — ein Derivat des Hyoidbogens. 1897. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 25. p. 202—223.
271. H. Salzer: Über die Entwicklung der Kopfnerven des Meerschweinchens. 1895. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 23. Heft 2.
272. J. Schaffer: Die Rückensaite der Säugetiere nach der Geburt nebst Bemerkungen über den Bau und die Verknöcherung der Wirbel. 1910. Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathemat.-naturwiss. Klasse. Bd. 119. Abteilung III. p. 1—57.
273. H. Schauinsland: Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Hatteria*. Skelettsystem, schalleitender Apparat, Hirnnerven etc. Archiv f. mikroskop. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1900. Bd. 57. p. 747—867.
274. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. I. Teil: *Sphenodon*, *Callorhynchus*, *Chamaeleo*. 1903. In: Zoologica. Originalabhandlungen aus dem Gesamtgebiete der Zoologie, herausgeg. von Karl Chun. Bd. 16. p. 1—96.
275. Georg Schorr: Zur Entwicklungsgeschichte des sekundären Gaumens bei einigen Säugetieren und beim Menschen. 1908. Anat. Hefte. Bd. 36. p. 69—106.
276. S. v. Schuhmacher: Ein Beitrag zur Frage der Manifestation des Occipitalwirbels. 1907. Anat. Anz. Bd. 31. p. 145—159.
277. G. Schwalbe: Anatomie der Sinnesorgane. 1887.
278. 1901 a. — Der Neandertalschädel 1901. Bonner Jahrbücher. Heft 106. p. 1—72.
279. 1901 b. — Über die spezifischen Merkmale des Neanderthalschädels. 1901. Verhandlungen der anat. Gesellschaft zu Bonn. p. 44—61.
280. — Über geteilte Scheitelbeine. 1903. Zeitschr. f. Morphologie und Anthropologie. Bd. 6. p. 361—434.
281. A. Sewertzoff: Die Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten im Zusammenhang mit der Frage über die Metamerie des Kopfes. Bulletin de la Société impériale des Naturalistes de Moscou. 1895.
282. — Die Metamerie des Kopfes von *Torpedo*. Vorläufige Mitteilung. Anat. Anz. 1898. Bd. 14. p. 278—282.
283. — Zur Entwicklungsgeschichte des *Ceratodus Forsteri*. Vorläufige Mitteilung. 1902. Anat. Anz. Bd. 21. p. 593—608.
284. O. Seydel: Über die Nasenhöhle der höheren Säugetiere und des Menschen. 1891. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 17. p. 44—99.
285. — Über die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Amphibien. 1895. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 23.
286. — Über die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Land- und Sumpfschildkröten. 1896. Festschrift für Gegenbaur. Bd. 2. p. 387—486. Leipzig.
287. — Über die Entwicklungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von *Echidna*, nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbeltiere. 1899. In: Semon, Forschungsreisen. Bd. 3. Teil 2. Lief. 3. Denkschriften der medizin.-naturwissensch. Gesellschaft zu Jena. Bd. 6.
288. K. Shiino: Beitrag zur Kenntnis der Gehirnnerven der Schildkröten. 1912. Anat. Hefte. 47. Band. Heft 1. p. 1—34.
289. Fr. Siebenrock: Das Kopfskelett der Schildkröten. 1897. Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften zu Wien. Mathem.-naturwissensch. Klasse. Bd. 106. Abteilung 1. Heft 7. p. 245—328.
290. v. Siebold und H. Stannius: Handbuch der Zootomie. Zweiter Teil: Die Wirbeltiere von H. Stannius. 2. Aufl. 1854.
291. W. Sippel: Das Munddach der Vögel und Säuger. 1907. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 37. p. 487—524.
292. B. Solger: Beiträge zur Kenntnis der Nasenwandung, und besonders der Nasenmuscheln der Reptilien. 1876. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 1. p. 467—494.
293. Heinrich Spöndli: Über den Primordialschädel der Säugetiere und des Menschen. Inauguraldissertation. Zürich 1846 (zit. nach Gaupp, 1900 und 1905/06).
294. H. Stannius: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 1846. Berlin.
295. H. Stannius und v. Siebold: Handbuch der Zootomie. 1854. H. Stannius: Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Zweite Auflage. Zweites Buch: Zootomie der Amphibien. 1856.
296. Ph. Stöhr: Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels. Habilitationsschrift 1879. Leipzig, Wilh. Engelmann.
297. — Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels. 1880. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 33. p. 477—526.
298. — Lehrbuch der Histologie. 10. Auflage. 1903.

299. Swjetschnikow: Über die Assimilation des Atlas und die Manifestation des Occipitalwirbels beim Menschen. 1906. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abteilung. p. 155—194.
300. K. Thäter: Das Munddach der Schlangen und Schildkröten. Morpholog. Jahrbuch. 1910. Bd. 41. p. 471—518.
301. — . Der Einspruch von Hugo Fuchs. Erwiderung. 1912. Gegenbaur's Morphologisches Jahrbuch. Bd. 44. Heft 4. p. 707—711.
302. F. W. Thyng: Squamosal bone in Tetrapodous Vertebrata. 1906. Proceedings of the Boston Society of Natural History. Vol. 32. No. 11. p. 387—425.
303. H. Tiemann: Über die Bildung der primitiven Choanen bei Säugetieren. 1896. Verhandlungen der Physikal.-medizin. Gesellschaft zu Würzburg. — v. Langer-Toldt: Lehrbuch der systematischen und topographischen Anatomie. 6. Auflage. 1897.
304. M. Vegner: Mund- und Rachenverhältnisse bei neugeborenen Carnivoren im Vergleich zum Erwachsenen, mit besonderer Berücksichtigung der physiologischen Vorgänge, die sich bei der Atmung und Nahrungsaufnahme abspielen. 1912. Archiv für Naturgeschichte. Jahrgang 78. Abteilung A. Heft 1. p. 1—25.
305. O. Veit: Über einige Besonderheiten am Primordialcranium von *Lepidosteus osseus*. 1907. Anat. Hefte. 33. Bd. p. 157—203.
306. — Beiträge zur Kenntnis des Kopfes der Wirbeltiere. I. Die Entwicklung des Primordialcraniums von *Lepidosteus osseus*. Habilitationsschrift der Universität Marburg a. d. Lahn. 1911. Wiesbaden, J. F. Bergmann.
307. J. Versluys: Die mittlere und äußere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. 1899. Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie. Bd. 12. Heft 2. p. 161—406.
308. — Entwicklung der Columella auris bei den Lacertiliern. 1903. Ein Beitrag zur Kenntnis der schalleitenden Apparate und des Zungenbeinbogens bei den Sauropsiden. Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere. Bd. 19. p. 107—188.
309. — Über Kaumuskeln bei Lacertilia. 1904. Anat. Anz. Bd. 24. p. 641—644.
310. — Ein großes Parasphenoid bei *Dermochelys coriacea* Linn. 1909. Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie. Bd. 28. p. 279—294.
311. — Die Salamander und die ursprünglichen vierbeinigen Landwirbeltiere. 1909. Naturwissenschaftliche Wochenschrift. Herausgeg. von Potonié und Koerber. Neue Folge. Bd. 8. No. 3. p. 1—28.
312. — Streptostylie bei Dinosauriern, nebst Bemerkungen über die Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier. 1910. Zoologische Jahrbücher, Anatomie. Bd. 30. p. 175—260.
313. — Über Streptostylie und ähnliche Zustände bei Sauropsiden, in Zusammenhang mit Bewegungen im Schädel. 1910/11. Verhandlungen des VIII. internationalen Zoologenkongresses zu Graz vom 15.—20. August 1910. p. 490—503. Jena, Gustav Fischer, 1911.
314. — Das Streptostylie-Problem und die Bewegungen im Schädel bei Sauropsiden. 1912. Zoologische Jahrbücher. Supplement XV. 2. Band. p. 545—716. Festschrift zum 60. Geburtstage des Herrn Geh. Hofrats Prof. Dr. Joh. Wilh. Spengel in Gießen.
315. A. Vinogradoff: Développement de l'articulation temporo-maxillaire chez l'homme dans la période intra-utérine. 1910. Thèse présentée pour l'obtention du grade de docteur en médecine de l'Université de Genève. Leipzig, Thieme.
316. C. Vogt: Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*). Solothurn 1842.
317. M. Voit: Über einige neuere Ergebnisse am Primordialcranium der Säugetiere. 1909. Verhandlungen der anat. Gesellschaft zu Gießen. p. 139—147.
318. — Das Primordialcranium des Kaninchens, unter Berücksichtigung der Deckknochen. Anat. Hefte. 1909. Bd. 38. Heft 3. p. 427—616.
319. D. M. S. Watson: The Skull of *Diademodon*, with Notes on those of some other Cynodonts. 1911. Annals and Magazine of Natural History. Ser. 8. Vol. 8. No. 45. p. 293—330.
320. F. Weidenreich: Die Bildung des Kinnes und seine angebliche Beziehung zur Sprache. 1904. Anat. Anz. Bd. 24. p. 545—555.
321. R. Wiedersheim: Das Kopfskelett der Urodelen. 1877. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 3. p. 352—448 und 459—548.
322. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1906. Sechste Auflage.
323. H. Wińcza: Über einige Entwicklungsveränderungen in der Gegend des Schädelgrundes bei den Säugetieren. 1896. Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau (zit. nach Gaupp, 1902, p. 230).
324. J. W. van Wijhe: Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam 1882.
325. — Die Kopfregion der Cranioten beim *Amphioxus*, nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels. Anat. Anz. Bd. 4. 1889. p. 558—566.
326. H. E. Ziegler: Die phylogenetische Entstehung des Kopfes der Wirbeltiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. 1908. 43. Band.
327. Zittel's Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). Neu bearbeitet von: F. Broili, E. Koken und M. Schlosser. 1911. 2. Abteilung: Vertebrata.
328. E. Zuckerkandl: Das Jacobson'sche Organ. 1908/10. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 18. p. 801—843.
329. — Über die Wechselbeziehung in der Ausbildung des Jacobson'schen Organs und des Riechlappens, nebst Bemerkungen über das Jacobson'sche Organ der Amphibien. 1910. Anat. Hefte. Bd. 41. p. 1—75.

Erklärung der Figuren auf Tafel 1—6.

Gültig für alle Tafelfiguren: Die römischen Zahlen (*I*, *II*, *III* etc.) bezeichnen immer die Löcher der betreffenden, den Zahlen entsprechenden Gehirnnerven im Chondrocranium.

Fig. 1. Das Modell des Chondroneurocraniums und Palatoquadratums eines Embryos der *Chelone imbricata* mit 15,5 mm Msl (= Mittelhirnhöcker-Schnauzenspitzenlänge) in lateraler Ansicht. Vergrößerung etwa 25fach. Bei der Reproduktion verkleinert auf etwa $\frac{4}{5}$.

Fig. 2. Das Gleiche wie in Fig. 1 in dorsaler Ansicht, zugleich mit den Deckknochen der rechten Seite. Vergrößerung etwa 25fach. Bei der Reproduktion verkleinert auf etwa $\frac{4}{5}$.

Fig. 3. Das Gleiche in basaler Ansicht, mit den Deckknochen der rechten Seite. Vergrößerung etwa 25fach. Bei der Reproduktion verkleinert auf etwa $\frac{4}{5}$.

Fig. 4. Das Gleiche in caudaler Ansicht, mit den Deckknochen der rechten Seite. Vergrößerung etwa 25fach.

Fig. 5. Die Ethmoidalregion des Modelles von vorn und zugleich etwas von oben gesehen. Vergrößerung etwa 25fach.

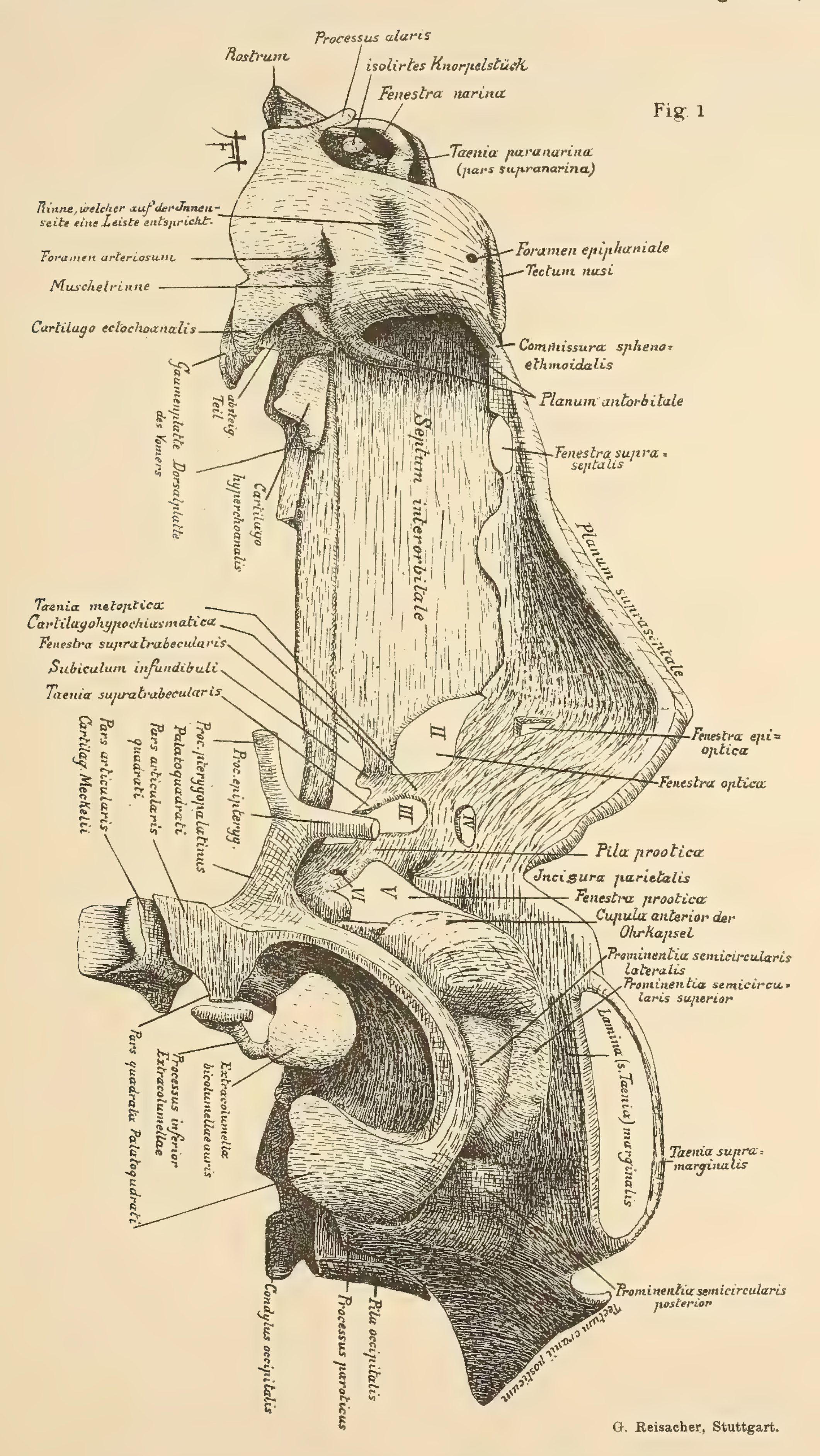
Fig. 6. Hinterhaupts- und Schläfengegend der rechten Seite des gleichen Modelles in lateraler Ansicht: zeigt die Deckknochen und ihr Verhalten zum Primordialcranium.

Fig. 7. Orbital- und Ethmoidalgegend der rechten Seite des gleichen Modelles in lateraler Ansicht: zeigt die Deckknochen und ihr Verhalten zum Primordialcranium.

Fig. 8. Caudale Ansicht des Schädels einer erwachsenen *Chelone midas*. Etwas weniger als natürliche Größe.

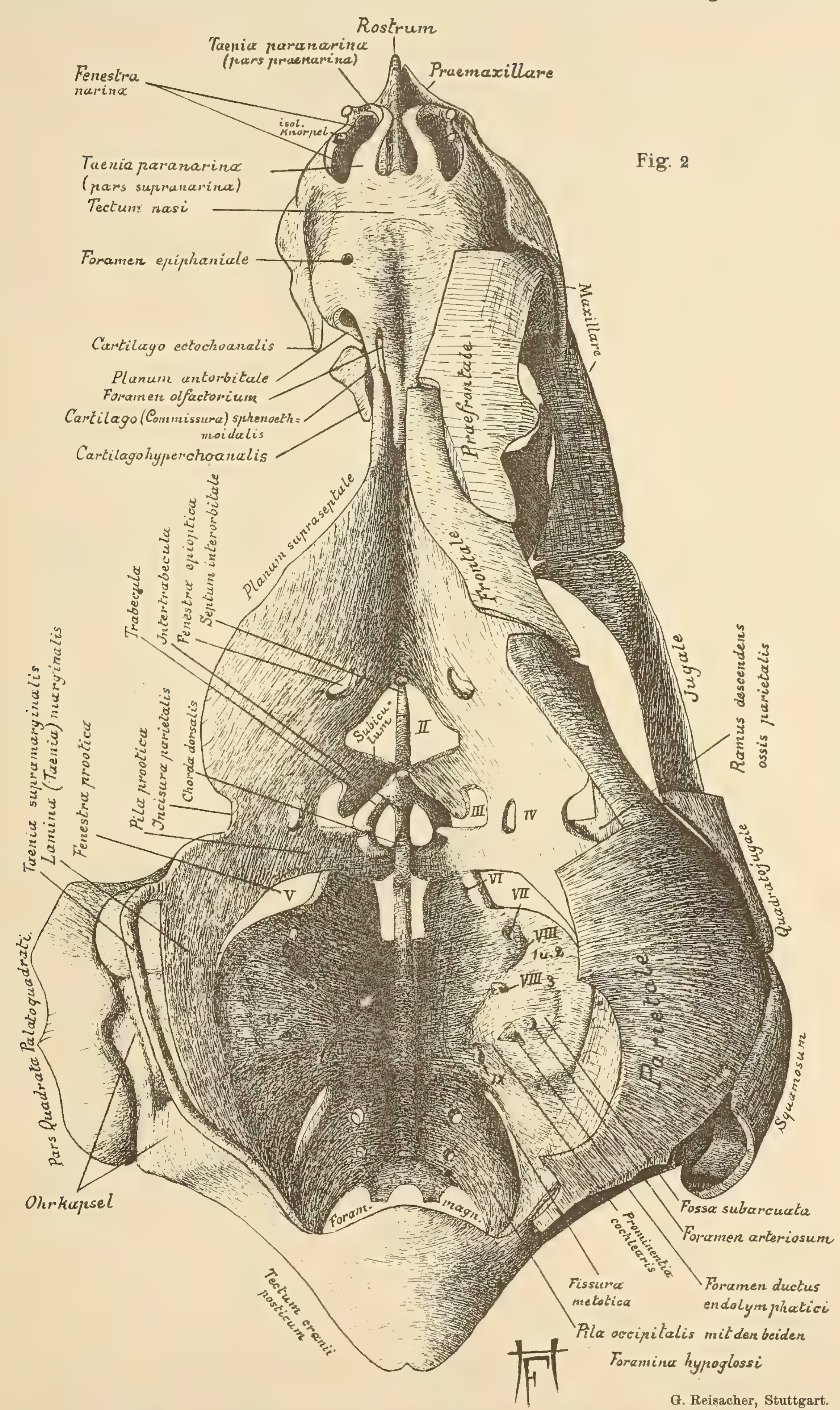
Fig. 9 und 10. 2 Querschnitte durch die linke Pars articularis des Meckel'schen Knorpels eines $5\frac{1}{2}$ cm langen Krokodilembryos unmittelbar vor dem Gelenke. Zwischen den beiden Schnitten liegt in der Serie noch ein Schnitt von 30 μ. Zur Demonstration des Verhältnisses zwischen Articularknorpel und Supraangulare. Zeiß Okular 1, Objektiv B.





Fuchs: Bau und Entwicklung des Schädels der Chelone imbricata.





G. Reisacher, Stuttgart.

Fuchs: Bau und Entwicklung des Schädels der Chelone imbricata.

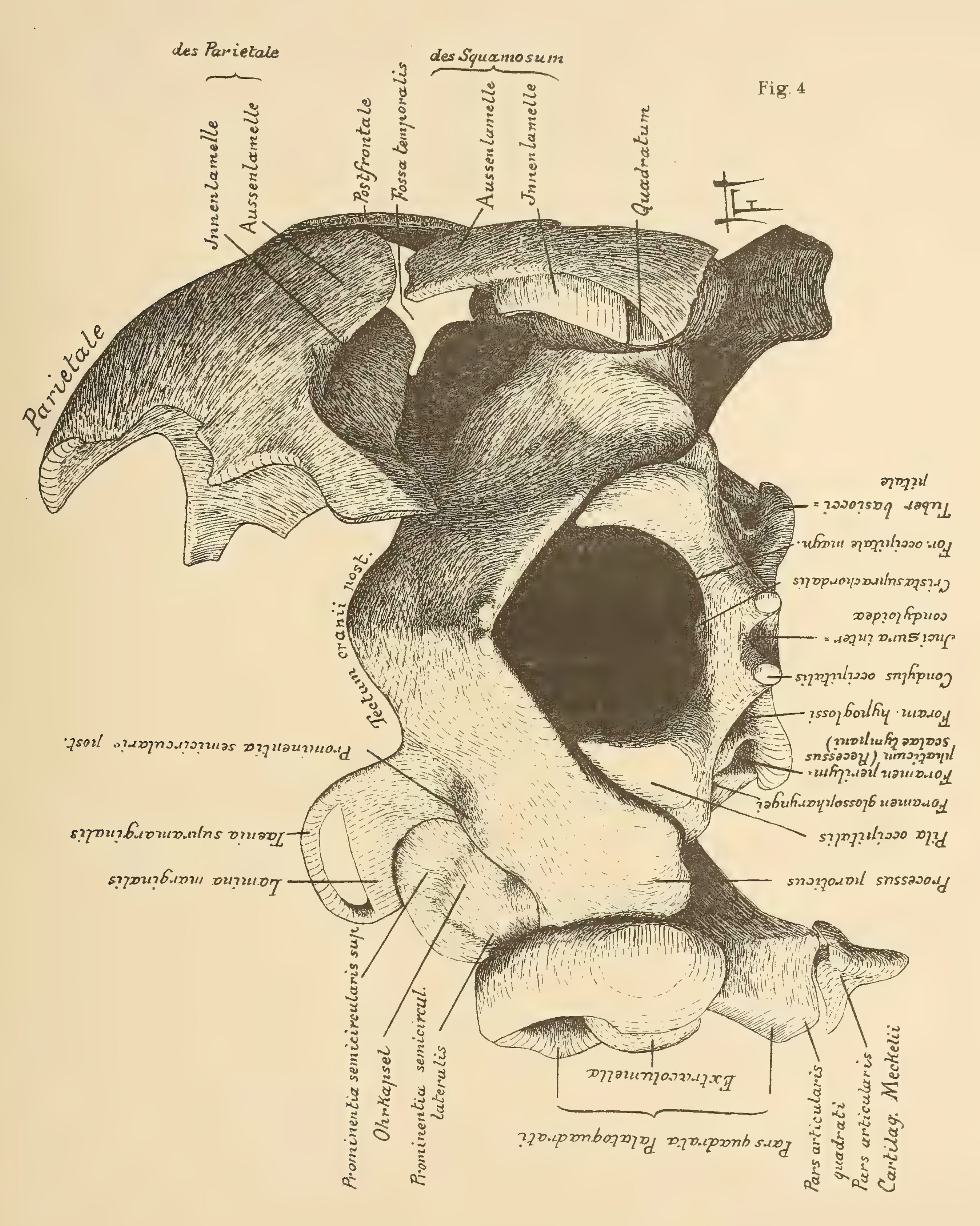
Fig. 3

Rostrum
Lamina transvers. ant.
Praemaxillare
Fissura parasep-talis (inf.)
*
Foramen praepalatinum
Incisura choanalis
Vomer
Cartilago ectochoanalis
Maxillare
Cartilago hyperchoanalis
Vomer
Palatinum
Septum interorbitale
Intertrabecula
Foramen caroticum
Jugale
Pterygoid
Trabecula
Crista basipterygoidea
Palatoquadratum
Stelle des äusseren Abducensloches
*
Pars quadrata + Proc. pterygopal.
Quadratojugale
Fenestra basi
Chorda dors.
cranial. post.
Crista pterygoidea
Extra-columella
Crista infrachordalis
Tuber basioccipitale
Tuber cochleare
Squamosum
Recessus scalae tympani
Canales hypoglossi
Condylus occipitalis
Pars parotica Quadrati
Processus paroticus
Stapes
Foramen glosso-pharyngei
Fissura metotica
Pila occipitalis
Foramen occipitale magnum

G. Reisacher, Stuttgart.

Fuchs: Bau und Entwicklung des Schädels der Chelone imbricata.

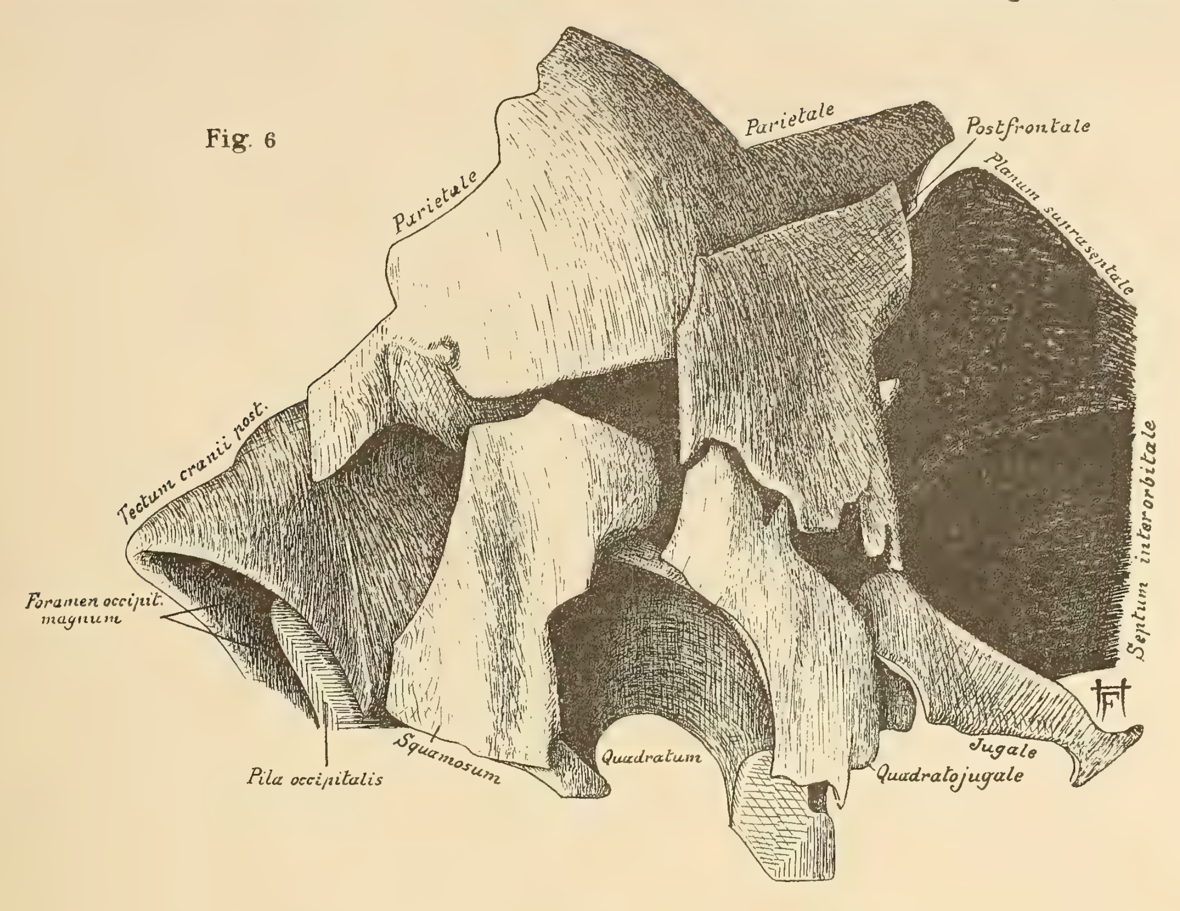


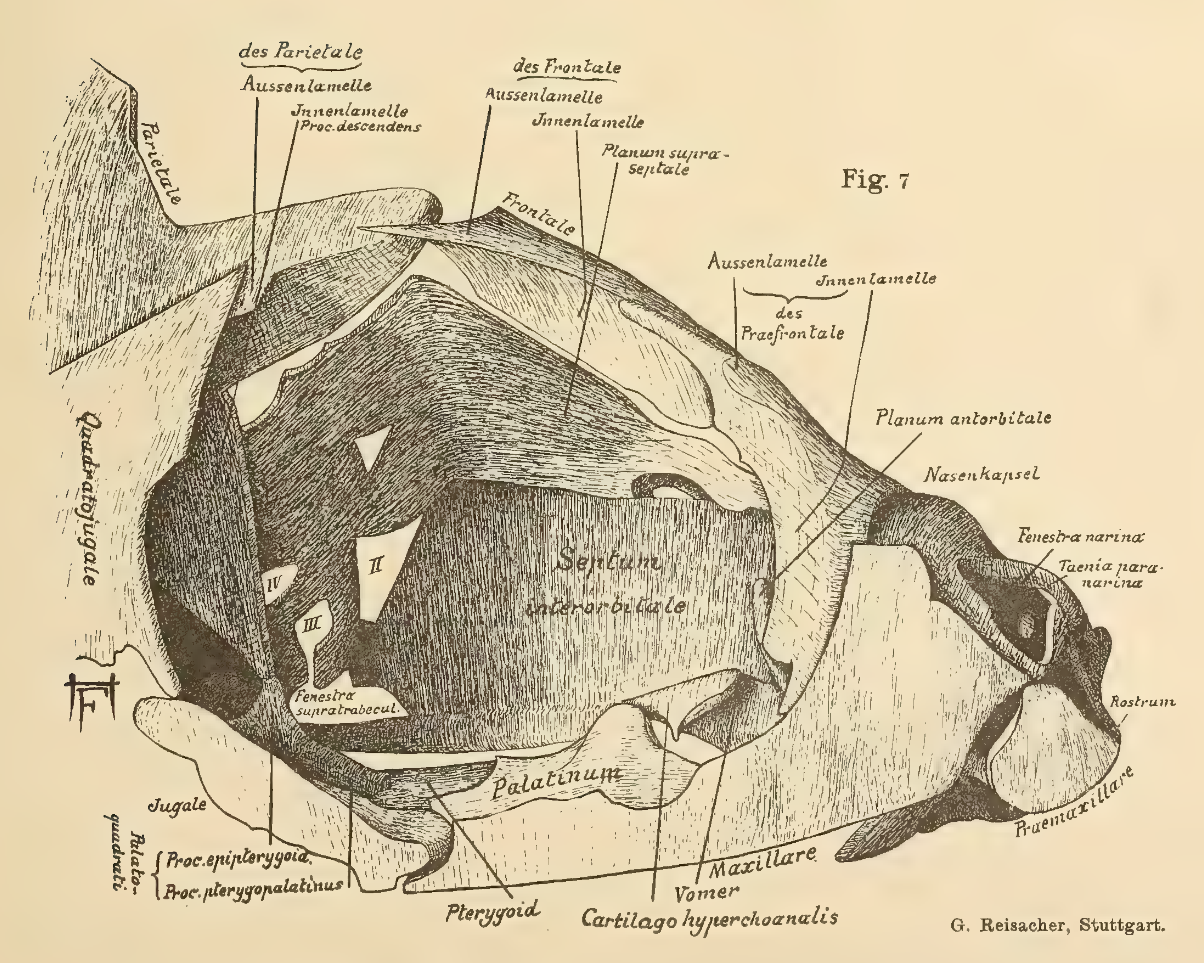


G. Reisacher, Stuttgart.

Fuchs: Bau und Entwicklung des Schädels der Chelone imbricata.







G. Reisacher, Stuttgart.

Fuchs: Bau und Entwicklung des Schädels der Chelone imbricata.



Frontale
Commissura sphenoethmoidalis
Foramen olfactorium
Foramen epiphaniale
Praefrontale
Septum nasi
Tectum nasi
Pars supranarina der Taenia paranarina
Fenestra narina
isol. Knorpelstück
Proc. alaris
Maxillare
Rostrum.
Praemaxillare
Pars praenarina der Taenia paranarina

Fig. 5

Supraoccipitale
Parietale
Exoccipitale
Opisthoticum
Aussenlamelle
Innenlamelle
des Squamosums
Quadratum
Condylus occipit.
Basisphenoid
Basioccipitale
Canalis caroticus

Fig 8

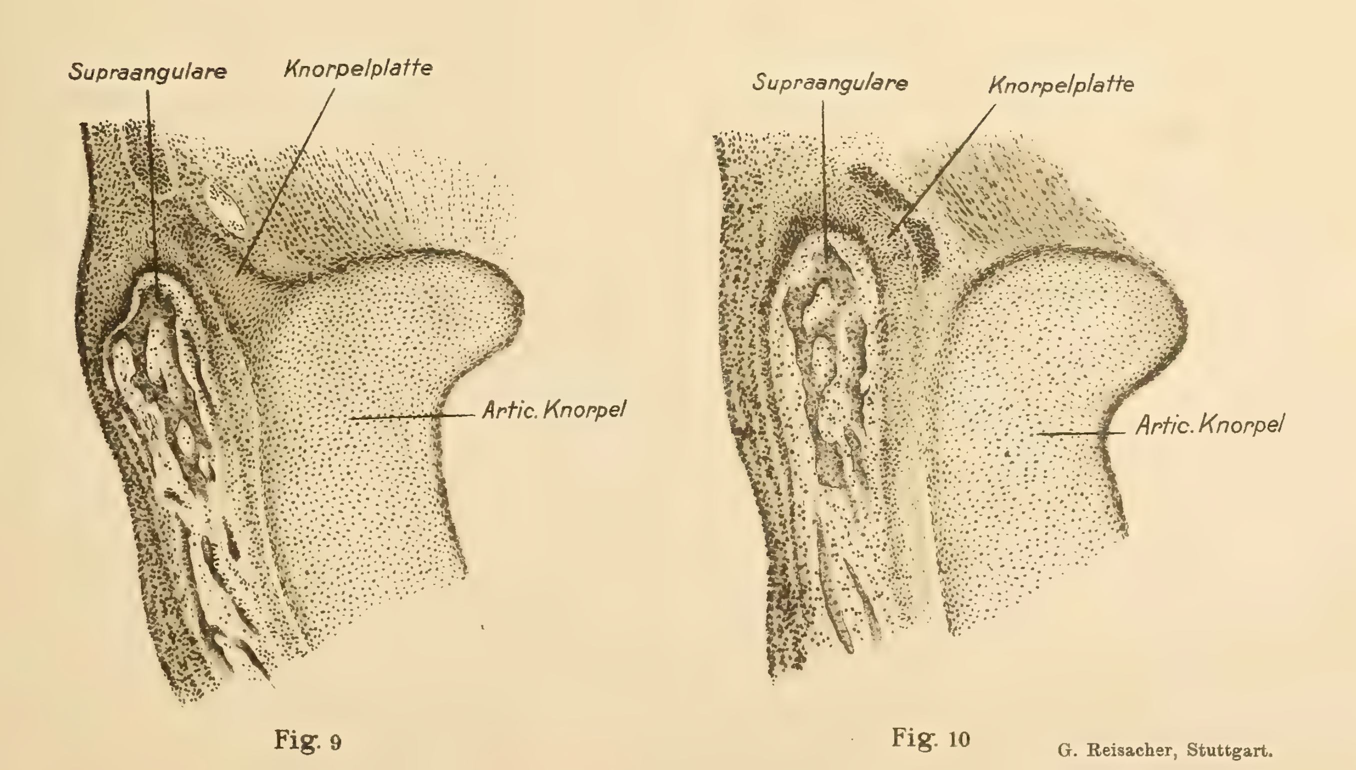


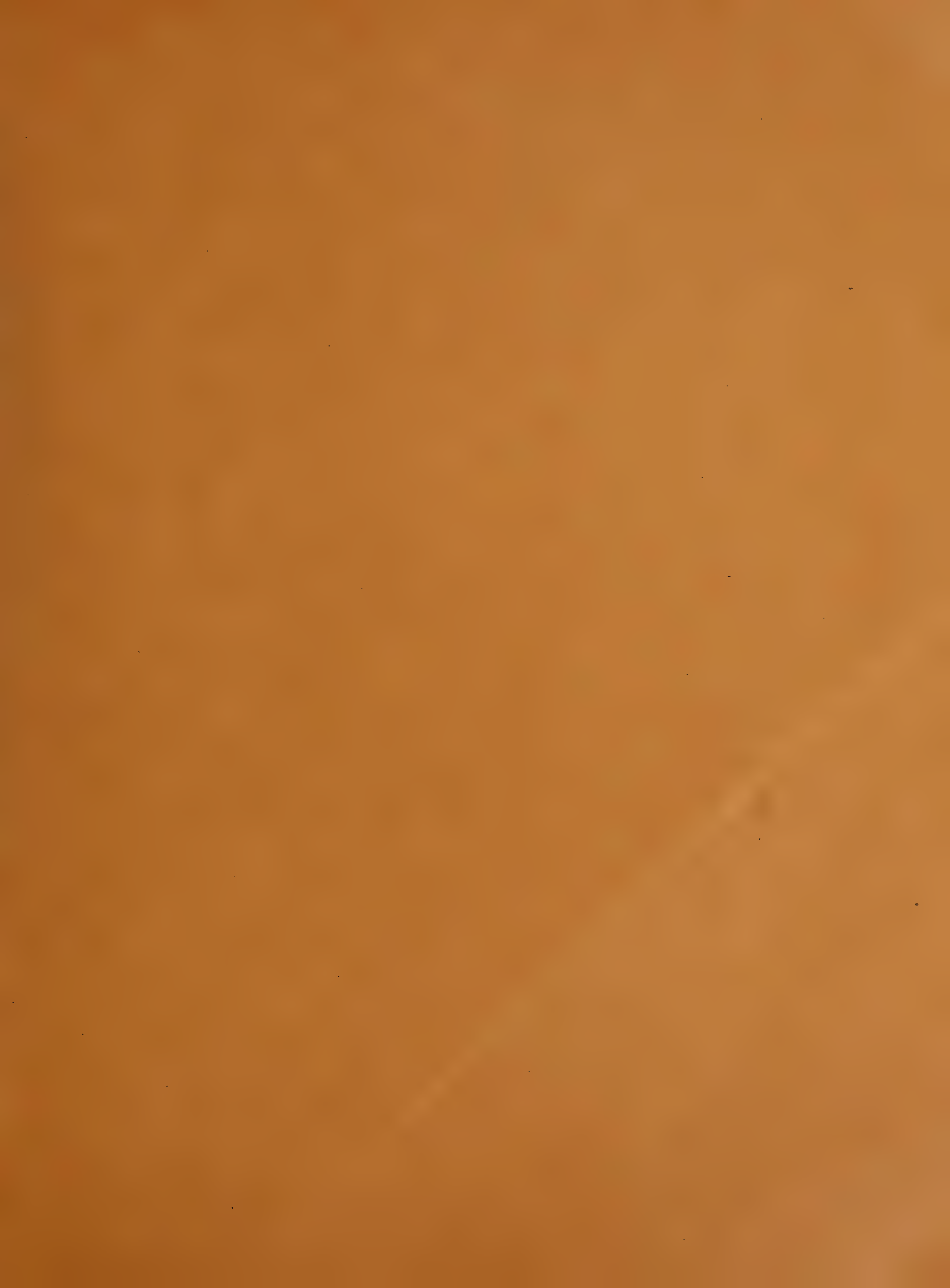
Fig. 9

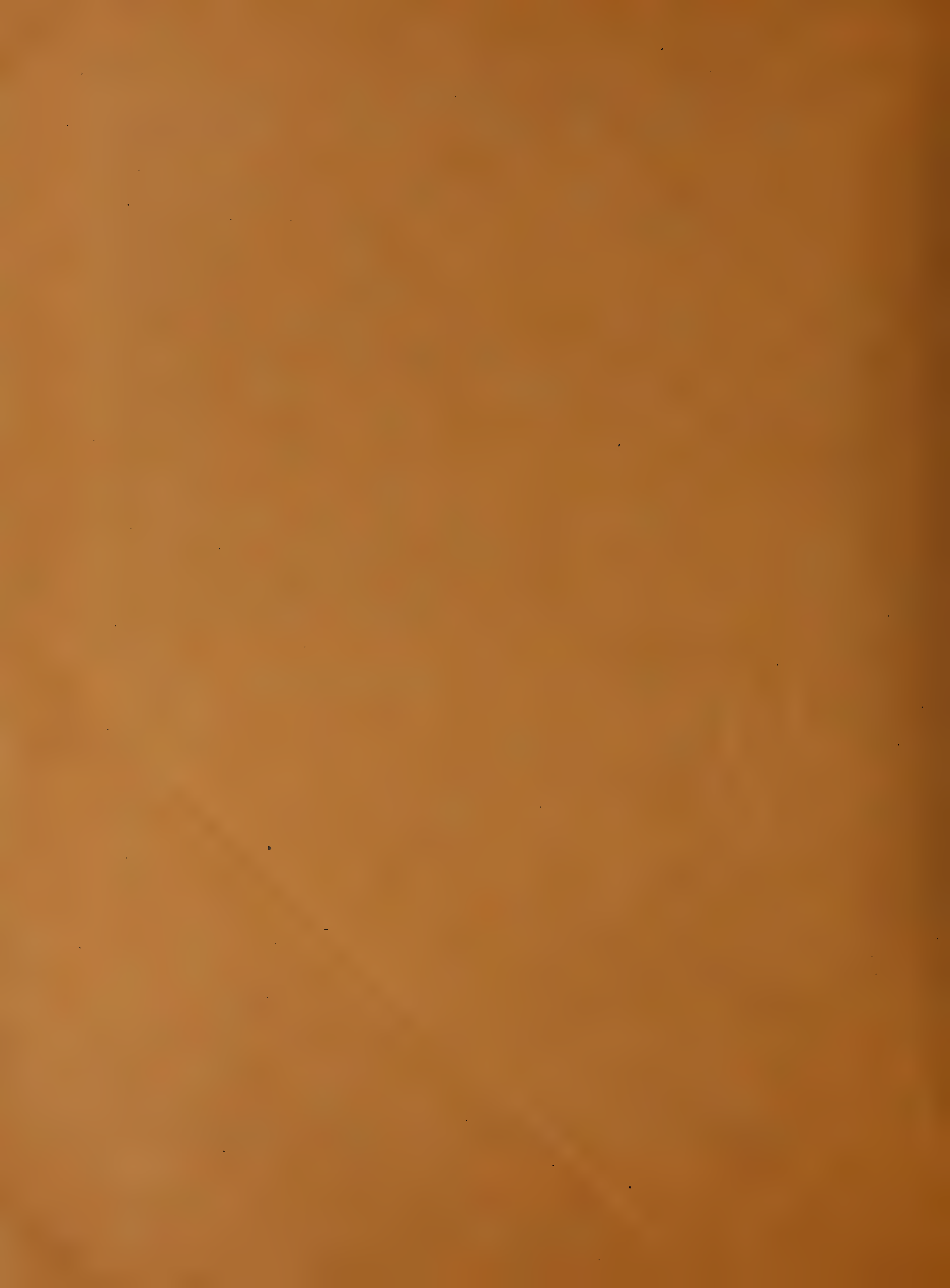
Fig. 10

G. Reisacher, Stuttgart.

Fuchs: Bau und Entwicklung des Schädels der Chelone imbricata.










LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION



